R 260 C 1
9e

ISSN 0078-9747

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXXXIII

Jean-Pierre GASC

L'INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE DE L'APPAREIL MUSCULO-SQUELETTIQUE DE L'AXE VERTÉBRAL CHEZ LES SERPENTS (REPTILIA)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1974

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LXXXIII

L'INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE DE L'APPAREIL MUSCULO-SQUELETTIQUE DE L'AXE VERTÉBRAL CHEZ LES SERPENTS (REPTILIA)

par

Jean-Pierre GASC

SOMMAIRE

Pages

PRÉAMBULE 3

Première partie : HISTORIQUE ET MÉTHODES 4

I. — Revue historique et critique des problèmes systématiques et phylogénétiques posés par l'ordre des Serpents (Serpentes Linné 1758 = Ophidia Brongniart 1800) 4

II. — La place des caractères de la Myologie axiale parmi les critères systématiques 13

III. — Discussion d'une méthode pour l'étude morphologique et fonctionnelle de la musculature axiale des Serpents 16

IV. — Méthodes techniques 24

Deuxième partie : ÉTUDE MORPHOLOGIQUE 30

I. — Morphologie comparée des vertèbres et des côtes 30

II. — Morphologie comparée de la musculature axiale 64

Étude systématique 64

Comparaison et discussion 101

Le problème des motifs d'innervation 112

Troisième partie : ÉTUDE FONCTIONNELLE 115

I. — Cinématique 115

1) Principes physiques de la locomotion apode 117

2) Les différents types de reptation pratiqués par les Serpents 126

3) Exemples de spécialisations locomotrices 133

II. — Biomécanique vertébrale 134

1) Étude des différents types de mouvements réalisés entre deux vertèbres 134

2) Limites des mouvements de la colonne vertébrale 136

3) Analyse mécanique des mouvements de l'axe vertébral 138

3 564 017 6

MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3001 00132078 6

III. — Biomécanique musculo-squelettique 159
1) Systématisation fonctionnelle des muscles 161
2) Schéma d'action théorique d'un motif musculo-squelettique 164
3) Principales actions musculo-squelettiques intervenant lors de la locomotion apode 167
4) Problèmes propres à l'innervation 170
CONCLUSIONS 172
1) Morphologie et Biomécanique 172
2) Dynamique et Cinématique 173
3) Systématique 174
BIBLIOGRAPHIE 176

Source : MNHN, Paris

PRÉAMBULE

Lorsque nous avons entrepris d'étudier la musculature axiale des Serpents, sous l'impulsion du Professeur Anthony et suivant les conseils de Monsieur Hoffstetter, nous pensions aider à une meilleure compréhension des rapports systématiques au sein de ce groupe de Squamates. Notre formation première de paléontologue nous y invitait. Au cours des années, après nous être attaché à rendre le plus objectives nos observations par le choix d'une technique de dissection appropriée à ce type d'organisme et par l'utilisation de mesures et de moyens d'enregistrement, notre préoccupation initiale a perdu de son importance devant l'intérêt des problèmes fonctionnels. C'est alors que nous avons compris la portée du travail effectué en 1922 par le Professeur Vallois sur la transformation de la musculature de l'épisome des Vertébrés. Avant même de songer à déceler ce qui pouvait rapprocher ou distinguer les différents types de Serpents, il est indispensable de comprendre ce que représente cette forme d'organisme. Aussi bien nous sommes nous attaché à l'étude de l'ensemble musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les Reptiles, et plus particulièrement des Squamates serpentiformes. Restreint d'abord à l'épisome, notre sujet s'est donc étendu à l'ostéologie vertébro-costale et à toute la musculature connexe. De proche en proche, nous nous sommes intéressé à l'innervation, d'abord en tant que critère d'homologie, puis comme élément important du complexe fonctionnel intervenant dans la locomotion apode. C'est pourquoi ce travail ne constitue nullement une réponse, même provisoire, aux questions que nous nous étions posées au début de nos recherches : son intérêt systématique n'est qu'indirect.

Sans doute aurons nous plutôt contribué à poser de nouvelles questions, et le bénéfice en a-t-il été surtout personnel, sur le plan des connaissances particulières comme de la méthode générale.

En effet, au cours du chemin parcouru, de la Paléontologie à l'Anatomie topographique et de celle-ci à l'Anatomie fonctionnelle, nous avons accumulé des faits qui se sont révélés bien difficiles à intégrer dans un ensemble cohérent sans le secours d'une méthode supposant une certaine conception de l'organisme. Cette méthode est pour l'essentiel fondée sur celle-là même qui permit à Cuvier d'élever l'Anatomie comparée au niveau d'une Science.

C'est pourquoi nous avons choisi un plan qui place les considérations théoriques avant l'examen des faits. Ce choix nous est apparu indispensable dans la mesure où les faits retenus ici sont organisés par rapport aux conclusions théoriques auxquelles nous a conduit la masse brute des observations.

La première partie comporte une revue des problèmes systématiques posés par les Serpents et un examen des principales solutions proposées. C'est à partir d'éléments critiques, issus de nos publications antérieures, que nous esquissons la conception qui nous a guidé.

Nous exposons ensuite les techniques utilisées dans l'observation et le traitement des informations.

Les éléments morphologiques comparatifs sont exposés dans la seconde partie sous une forme qui permet en même temps de les utiliser comme matériaux pour la troisième partie, réservée à l'analyse fonctionnelle.

La conclusion tend à dégager les principaux types morpho-fonctionnels auxquels les Serpents doivent leur réussite biologique.

Nous avons l'espoir de montrer que tout travail de recherche fondamentale, si spécialisé que puisse en paraître le sujet, et si étrange l'objet, peut avoir quelques résonances dans des branches diverses de la Science, y compris les secteurs d'application.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE ET MÉTHODES

I. — REVUE HISTORIQUE ET CRITIQUE DES PROBLÈMES SYSTÉMATIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES POSÉS PAR L'ORDRE DES SERPENTS (SERPENTES LINNÉ 1758 = OPHIDIA BRONGNIART 1800)

Malgré leur parenté indéniable avec les Lézards (Sauria), qui justifie le rapprochement des deux ordres dans le super-ordre des Squamates (le plus évolutivement dynamique de la Classe) les Serpents se singularisent par quelques caractères importants qu'on ne retrouve même pas dans les formes convergentes de Sauriens, tels que le platytrabisme du crâne (maintien de la parité des trahécules dans la région orbitaire), l'indépendance des deux moitiés de la mandibule, la structure de l'œil, la desquamation périodique par le rejet d'une mue en une seule pièce (voir Bellairs et Underwood 1951). Alors que certains de ces traits ont pu recevoir des ébauches d'explication par des aspects du mode de vie des Serpents, (réduction du système visuel, Walls 1941, importance de la nutrition par inertie, Gans 1961), le platytrabisme reste énigmatique. Tout au plus fait-il songer à une division relativement précoce du tronc ancestral des Squamates en plusieurs rameaux (Eolacertilia, Sauria, Serpentes, Amphishaenia). Leur évolution a paradoxalement associé un grand parallélisme au maintien, ou même à l'accentuation, des divergences de base. Le parallélisme ne devrait pas nous étonner lorsqu'on considère le « statut biologique » de toutes ces formes, car il est très peu différent. Ces dernières se situent généralement au même niveau des chaînes alimentaires, soumis, par rapport au milieu, à la même échelle de facteurs physiques, et ceci au cours de toute leur histoire. Szarski (1968) parvient à la même explication en utilisant d'autres exemples. Après avoir rappelé les deux sortes d'améliorations évolutives discernées par Severtsov (1931 a), les aromorphoses, avantageuses pour l'organisme dans divers environnements et les idioadaptations, utiles seulement dans une niche écologique particulière, il écrit : « Sur une espèce sténotopique, la sélection a principalement un effet stabilisateur, même lorsque sa structure est modifiée par des idioadaptations successives. En conséquence, le plan général de l'organisme n'a aucune tendance à changer. De cette manière, deux modes différents de processus évolutif se dégagent, le premier, conduisant à une succession rapide de changements importants dans la structure et la fonction de l'organisme, et le second, perfectionnant les détails sans influencer le plan général d'organisation. Si les résultats de ces deux processus sont comparés avec l'ancêtre commun, on observe que le nombre de caractères dans lesquels les descendants diffèrent du progéniteur augmente avec le nombre des différents environnements dans lesquels le phylum a vécu son histoire. Le taux de différence dépend en premier lieu du caractère du processus évolutif qui a modelé les unités systématiques. Si les deux processus ont été guidés par des idioadaptations et, en conséquence, si les animaux sont demeurés dans leur milieu originel, le taux de différence sera faible. Il en découle que les trois genres de lungfish (l'auteur veut dire Dipneustes) ont beaucoup de traits en commun, encore que leur distribution géographique suggère qu'ils ont été séparés il y a longtemps. Un ancêtre commun des Moineaux et des Pingouins (l'auteur veut dire Manchots) est probablement moins éloigné dans le temps, mais les environnements différents auxquels ces deux Oiseaux sont adaptés ont entraîné l'accumulation d'une grande quantité de différences ». Chez les Serpents les divergences les plus criantes sont le fait de radiations récentes, probablement contemporaines des radiations mammaliennes.

Source : MNHN, Paris

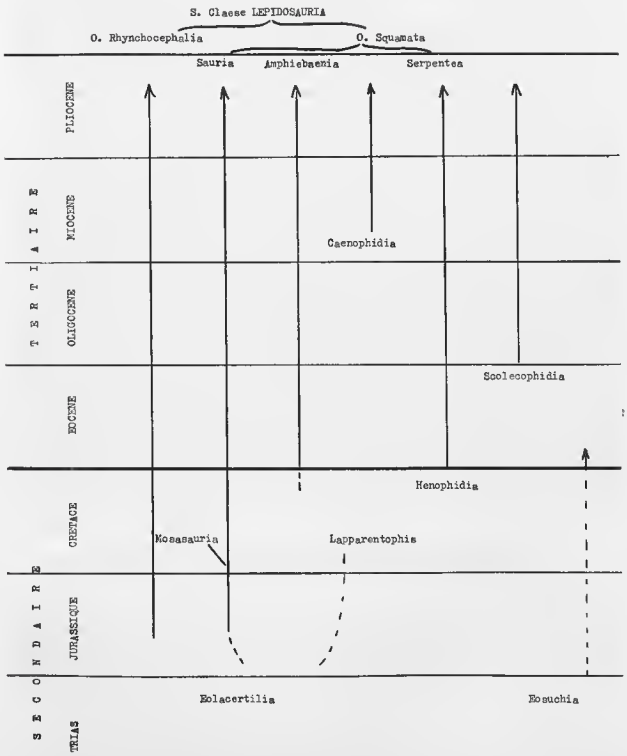

FIG. 1. — Position relative des grands groupes systématiques de Lépidosauriens.

Source : MNHN, Paris

On peut noter en passant, qu'à la lueur de ces observations, c'est-à-dire si l'on tient compte de la place de l'animal dans l'ensemble de la Biosphère, à la fois dans le temps et dans l'espace, l'extension relative des catégories systématiques paraît mal équilibrée entre Reptiles et Mammifères. Bien que le concept Squamate recouvre une réalité dont les contours sont indéniablement précis, il paraît beaucoup plus riche que celui de Lagomorphe ou même d'Artiodactyle. Faut-il dégrader les catégories au fur et à mesure que la complexité [1] des êtres augmente ou au contraire maintenir arbitrairement constant le rang de chaque catégorie ? La seconde solution nous paraît, sinon plus proche de la réalité, du moins plus susceptible d'enrichir notre connaissance par une plus juste perspective du monde, en tout cas moins entachée d'apriorisme en fin de compte anthropocentrique.

Nopcsa (1923) avait proposé la distinction, parmi les Serpents, de plusieurs infra-ordres, dont certains entièrement fossiles ne paraissent pas avoir participé à l'expansion que révèle l'état présent. En fait, le regroupement des formes fossiles plus ou moins énigmatiques, pour les opposer à toutes les autres, a été jugé artificiel en raison de leur hétérogénéité. Restent donc deux ensembles (Hoffstetter 1959), les Scolecophidia, formes souterraines probablement hétérogènes, et les Alethinophidia ou vrais serpents, eux-mêmes constitués de deux groupes majeurs. Si on considère ces deux groupes comme des super-familles, de façon à mettre en évidence le fossé qui les sépare tous deux des autres formes passées et actuelles, on devra les appeler Booïdea et Colubroïdea ; par contre, si on maintient pour chacun un statut équivalent aux autres, on les appelera Henophidia et Caenophidia. Il n'y a pas là qu'un simple choix de mots, car, comme nous le verrons plus loin, le problème des rapports d'affinité, voire d'antériorité, entre ces trois types de Serpents, est loin d'être résolu. Une des difficultés majeures réside dans la pauvreté des documents paléontologiques antérieurs au Tertiaire. S'il se trouve confirmé que les types actuels se distinguent en bloc des formes disparues au Tertiaire, il y aurait lieu alors de les grouper dans un seul sous-ordre. Mais il y a tant d'écueils à ce rapprochement (nous en soulignerons quelques-uns dans ce travail) et comme, par ailleurs, nous considérons que certaines interprétations sont entachées d'erreurs méthodologiques, nous n'avons pas voulu prendre ici un parti net et avons examiné leur statut systématique dans un ordre qui ne tient pas compte des hypothèses généralement avancées (en particulier celles développées par Underwood en 1967). Signalons que le choix de ce plan n'a de sens que par rapport au sujet que nous traitons ici. Si les Hénophidiens viennent en tête, et sont abondamment utilisés comme type de référence dans les comparaisons, c'est uniquement par souci de commodité, parce qu'ils constituent un type moyen d'organisation musculo-squelettique, et non parce que nous voyons en eux un type fondamental. Quant aux Scolécophidiens leur degré de spécialisation est tel qu'on ne peut que les traiter à la fin ; ils apportent de précieux enseignements sur certaines possibilités de transformations morpho-fonctionnelles du plan Squamate, mais il nous a paru impossible de les relier aux deux groupes précédents.

Super-famille des BOOÏDEA (= Infra-ordre des HENOPHIDIA, Hoffstetter 1939 modifié par Hoffstetter et Gayrard 1964, Underwood, 1967)

Analyse systématique.

Il s'agit d'un ensemble relativement homogène de Serpents caractérisés par un faisceau de traits rappelant une communauté d'origine avec les Sauriens. Ce sont des caractères considérés généralement comme primitifs. C'est ainsi qu'au niveau du crâne, le cinétisme se réduit à la jonction entre le segment nasal et le segment optique [2], les arcades dentaires supérieures sont peu mobiles par rapport à la boîte

1. Complexité qui se révèle soit sur le plan fonctionnel (*sensu lato* c'est-à-dire dans l'efficacité (aptitude) vis-à-vis des autres êtres et du milieu physique), soit sur le plan structurel.

2. Ce type de cinétisme (pro- ou méso-cinétisme) entre prémaxillaires, nasaux, septomaxillaires, vomers, frontaux, maxillaires et préfrontaux, est d'ailleurs assez général chez les Serpents ; ce qui s'accorde peu avec l'hypothèse d'une origine à partir de formes fouisseuses, à moins de supposer, comme le fait Underwood (1967) qu'il ne s'est établi qu'après un retour à une vie en surface.

Source : MNHN, Paris

cranienne, le post-orbitaire formant fréquemment un arc post-orbitaire rencontrant ventralement l'ectoptérygoïde et le maxillaire. Le carré est relativement court (Anthony, 1955) sauf chez les Acrochordidés et peu incliné, il s'appuie sur la face latérale de l'extrémité postérieure du supra-temporal, lui-même fermement articulé au pariétal. La mandibule possède un coronoïde (à l'exception des Xénopeltidés et Acrochordidés).

Tout ce groupe est en fin de compte centré sur un type morphologique bien illustré par la famille des Boïdés (incl. Pythons). Un certain nombre de familles gravitent autour de ce centre et les problèmes systématiques majeurs résident précisément dans leurs rapports mutuels. Toutes ces familles satellites, à l'exception des Acrochordidés, ont en commun une tendance assez marquée pour un mode de vie souterrain. Or, nous avons montré ailleurs combien ce mode de vie est susceptible de provoquer des traits remarquables de convergence (Gasc 1967 b, c, e, f, 1968) entre des formes parfois très éloignées dans la systématique, alors que par ailleurs les Serpents représentent un ordre relativement homogène. C'est pourquoi des opinions très diverses ont été avancées à propos de la place de ces familles satellites dans l'ensemble. La position la plus sage est, du moins provisoirement, de les considérer séparément et de ne retenir dans cet éventail que les caractères communs à tous. Les Acrochordidés, famille aquatique d'Asie, a été récemment rattachée à cet ensemble (Hoffstetter, 1964, Underwood, 1967). Ils apparaissent fortement engagés dans une voie évolutive du type colubroïde, ce qui peut s'expliquer par leur mode de vie strictement aquatique, ce dernier étant précisément bien illustré par les Colubroïdes.

Sans vouloir reprendre dans le détail les diverses interprétations qu'on a successivement proposées pour disposer les familles satellites autour des Boïdés, rattachant ce groupe par une extrémité aux Scolécophidiens, par l'autre aux Cénophidiens, rappelons que selon Boulenger la position centrale des Boïdés se justifiait sur le plan phylogénétique. Cette famille représentait le tronc à partir duquel s'épanouissaient des formes de plus en plus spécialisées, en particulier dans le sens du fouissage, avec les Xenopeltidés, Aniliidés, Uropeltidés. Les Typhlopidés et Leptotyphlopidés eux-mêmes (Scolécophidiens) se seraient détachés précocement de ce tronc. Les modifications ultérieures de ce simple schéma ont été surtout introduites pour des raisons théoriques.

Il apparut en effet de plus en plus urgent de distinguer les caractères simplement adaptatifs des caractères à valeur phylogénétique réelle. Le débat se concentre alors sur un point particulier, celui de savoir si l'on peut tenir compte de la somme des caractères archaïques relevés chez les formes actuelles les plus engagées dans la vie souterraine, tels les Scolécophidiens. Encore faut-il distinguer dans le fond de la pensée des auteurs deux idées *a priori* : les caractères primitifs sont soit ceux que les Ophidiens partagent avec les Sauriens, soit ceux qui révèlent le plus fortement l'empreinte d'une vie souterraine. Alors que la première proposition est solidement étayée par des faits embryologiques, anatomiques et paléontologiques, la seconde s'appuie sur une hypothèse qui ne tient compte que de la tendance souterraine d'une partie des Sauriens serpentiformes et de la constitution de l'œil des Serpents (Walls 1940).

Divers arguments ont été développés par Mahendra (1938), Dowling (1959), Schmidt (1950), Bellairs et Underwood (1951), Underwood (1967), Hoffstetter (1968), sans qu'il soit possible de trouver un accord dans leurs conclusions. On tend actuellement à rejoindre la conception de Boulenger en y ajoutant quelques précisions : les Boïdés constituent le groupe central, c'est-à-dire celui qui refléterait le mieux un archétype, mais, sous leur forme actuelle ils ne sont évidemment qu'un rejeton de cette base commune. Il ne s'agit plus d'octroyer aux familles actuelles des numéros d'ordre généalogiques, mais de placer plus ou moins loin dans le temps le point où un groupe distinct, équivalent de la famille, s'est constitué à partir d'un tronc ou d'un ensemble de formes parallèles.

La perspective actuelle est donc quelque peu différente ; elle a le mérite de justifier l'existence du mélange de caractères ancestraux et progressifs, mais aussi l'absence de fondement d'une opposition entre caractères adaptatifs et caractères phylogénétiques. Toutefois doivent être considérés comme primitifs des caractères communs aux Sauriens et aux Ophidiens, et spécialement ceux qui paraissent plus propres à des formes tétrapodes. On entend par là que de tels caractères étaient probablement présents chez leurs ancêtres communs. Mais la possession de ceux-ci par une forme actuelle ne doit préjuger en rien de son ancienneté relative au sein du groupe systématique auquel elle appar-

Source : MNHN, Paris

tient, surtout en l'absence de données précises sur l'aspect fonctionnel ou sur le taux d'évolution de ce caractère. Il est évident que certaines circonstances, certains modes de vie, sont particulièrement favorables à une stabilité, à un conservatisme une fois l'équilibre atteint, tel est le cas du mode de vie souterrain.

Les Hénophidiens montrent un assez grand nombre de ces caractères « primitifs » soit dans l'ostéologie (présence d'un coronoïde, de vestiges pelviens, etc...) soit dans l'appareil circulatoire (conservation de deux carotides et de la métamérie intercostale) ou respiratoire (présence de deux poumons). C'est toutefois en raison d'autres caractères que les Acrochordidés peuvent leur être rattachés : parasphénoïde exclu du bord du foramen optique, ouverture du canal de Meckel jusqu'à la symphyse, échancrure du bord dorsal et perforation du splénial chez *Acrochordus*, morphologie vertébral (Hoffstetter et Gayrard, 1964). Par contre, des caractères cités plus haut, les Acrochordidés ne possèdent que ceux concernant l'appareil circulatoire (Underwood 1967). Quant aux données myologiques, sur lesquelles nous insisterons évidemment plus loin, elles ne sont pas en contradiction avec cette compréhension systématique, y compris pour les Acrochordidés (Auffenberg 1966). Toutefois nous montrerons combien leur interprétation évolutive est sujette à révision.

Données paléontologiques.

La Paléontologie nous apprend, dans l'état actuel de nos connaissances, que des formes de Booïdes sont présentes dès l'Ère Secondaire : *Dinilysia*, *Coniophis*, Crétacé supérieur américain, *Madtsoia*, Crétacé supérieur de Madagascar, et même *Lapparentophis defrennei* Hoffstetter 1959, du Crétacé inférieur du Sahara ; et le début du Tertiaire : à l'Eocène : *Gigantophis* en Égypte, *Madtsoia* en Amérique du Sud, *Boavus* en Amérique du Nord, *Paleryx* et *Paleopython* en Angleterre, France et Allemagne (Hoffstetter 1955, 1967).

C'est aussi à des Booïdes que paraissent pouvoir être attribués des vertèbres découvertes dans les sédiments marins de l'Eocène (*Palaeophis*, *Pterosphenus*). Par contre les Cénophidiens sont absents des mêmes gisements.

A partir de ces données, on peut raisonnablement supposer que les Hénophidiens constituent un groupe ancien, sans pouvoir préciser ni les caractères de leur souche, ni la position temporelle de celle-ci, car tous les fossiles que nous avons cités présentent déjà un éventail de spécialisation comparable à ce que nous rencontrons à présent dans le groupe. On peut même souligner que le milieu marin a été abandonné par les formes actuelles de grande taille, les Acrochordidés, connus à partir du Miocène se cantonnant dans les cours d'eau. Les deux tendances majeures, gigantisme et vie souterraine, se trouvent déjà représentées par les plus anciennes formes, et même associées de façon surprenante chez *Dinilysia*.

Extension géographique et tendances écologiques.

Les Hénophidiens actuellement cantonnés dans les régions équatoriales et tropicales ont disparu de l'Europe à partir du Pliocène. Les aires de répartition montrent une discontinuité remarquable dans deux Familles (Boïdés et Aniliidés) : les « Boas », groupés en sous-famille (Boulenger 1893, Romer 1956), voire même en simple tribu (Underwood 1967) sont américains (*Boas*, *Eunectes*, *Epicrates*, *Tropidophis*), malgaches (*Acrantophis*, *Sanzinia*) et polynésiens (*Candoia*), alors que les « Pythons » sont africains (*Python*, *Calabaria*), asiatiques (*Python*) et australiens (*Aspidites*, *Bothrochilus*, *Chondropython*, *Liasis*, *Morelia*). On a souvent souligné l'analogie entre la répartition des Boas et celle des Iguanidés, parmi les Sauriens. Peut-être faisaient-ils parti d'une même faune très largement répandue avant la dispersion des formes telles que les Pythons et les Agamidés qui les auraient supplantés ultérieurement en Afrique et Australasie. Toutefois il nous faut remarquer la présence chez les Pythoninés de caractères généralisés (dents sur l'os prémaxillaire, os supra-orbitaire) qui ont disparu chez les Boïnés. Aussi bien pourrait-on plus logiquement supposer une origine distincte pour chacun des trois groupes géographiques de Boïnés à partir de Pythoninés (Hoffstetter 1962). Ces derniers n'en constituent pas moins actuellement un groupe varié, au sein duquel se distingue nettement le groupe australien (prédominance du poumon gauche, artères intercostales naissant à partir de vaisseaux longitudinaux anas-

Source : MNHN, Paris

tomosés (Beddard 1904, Underwood 1967). Par ailleurs, *Calabaria*, seul genre souterrain, ne possède pas les fossettes labiales qui caractérisent cette sous-famille au sein des Hénophidiens, ni les dents prémaxillaires. *Loxocemus* est un genre vivant dans les régions désertiques de l'Amérique centrale. Sa position systématique est encore imprécise ; d'abord considéré comme un Pythoniné américain, on tend à présent à le distinguer du reste des Boïdés, en l'isolant dans une sous-famille particulière (Romer 1956), Loxoceminés (repris par Hoffstetter, Underwood). Par divers caractères il apparaît comme une forme synthétique, en particulier par la musculature masticatrice (Haas, 1955), ou même comme le survivant d'un rameau pro-boïdé (Underwood, 1950, 1967).

La seconde anomalie dans la répartition géographique actuelle est fournie par la famille des Aniliidés, du moins si l'on conserve les deux genres asiatiques *Anomochilus* et *Cylindrophis*, à côté du genre américain *Anilius* ; notons toutefois que *Coniophis* fait le lien entre les formes actuelles. Romer (1956) trouve au contraire plus commode d'incorporer les genres asiatiques aux Uropeltidés malgré les caractères tout à fait particuliers de ces derniers (bouclier caudal, articulation occipito-vertébrale).

L'existence d'incertitudes aussi importantes dans la systématique de ce groupe révèle la nécessité de poursuivre l'analyse par d'autres caractères que ceux envisagés jusqu'à présent. Peut-être découvririons-nous que certains rapprochements sont insoutenables, et qu'il subsiste un résidu inassimilable dans le cadre systématique traditionnel. En effet, il n'est pas impossible qu'en raison de la grande ancienneté probable des Serpents, des formes telles que les Uropeltidés et les Aniliidés représentent respectivement les extrémités de rameaux, indépendants depuis leur lointaine origine, et qu'il y ait beaucoup plus d'affinité entre certaines formes de Cénophidiens (Colubridés aglyphes et Vipéridés par exemple) qu'entre les formes marginales d'Hénophidiens [1].

Super-famille des COLUBROIDEA
(= Infra-ordre des CAENOPHIDIA, Hoffstetter, 1939)

Analyse systématique.

Comme le souligne Hoffstetter (1955), ce groupe moderne (par la date récente de son apparition) montre à la fois une grande cohérence et une diversité adaptative supérieure à celle des Booïdes. Ils possèdent par ailleurs moins de caractères rappelant une communauté d'origine avec les Saurieus, et en cela, peuvent être considérés comme plus évolués. C'est ainsi que toute trace de membres postérieurs, a disparu, que l'os coronoïde n'apparaît plus, chaque hémimandibule tendant à se réduire à deux parties, dentaire et bloc angulo-articulaire, que le pré-frontal n'a plus de contact avec le nasal, que la réduction de certains viscères symétriques à un seul antimère est constante, etc... Cet écart se manifeste d'autre part dans l'accroissement des possibilités biologiques par la présence de dispositifs spécialisés parmi lesquels l'appareil de la morsure et d'envenimation est le plus spectaculaire.

Quand on examine l'évolution des conceptions systématiques depuis un siècle, on est surpris par le nombre de bouleversements introduits, principalement à l'intérieur du cadre défini par le terme « Colubridés ». Face à cette situation mouvante, certains auteurs (ex. = Terentev 1961) se refusent à prendre parti pour un type de subdivision.

Les anciens classificateurs en particulier Duméril et Bibron (1854) ont tenu grand compte des caractères dentaires. Aussi les divisions majeures des Coluhroïdes ont-elles longtemps reflété cette première tendance. Au cours de cette première période un certain nombre de coupures majeures ont été distinguées, et, surtout les différentes catégories morphologiques de la denture ont été mises en évidence. De ces observations est sortie la distinction classique en serpents dépourvus de dents cannelés ou sillonnées, les Aglyphes [2], serpents pourvus de dents sillonnées en arrière de la rangée maxillaire,

1. Ou même entre les Cénophidiens inférieurs et les Hénophidiens (Underwood, 1967, p. 141).

2. Parmi les « Aglyphodontes », Duméril plaçait en outre sous le nom d'Holodontiens, les Pythoninés, Xénopeltidés et Aniliidés, sous le nom d'Aprotérodontiens (dépourvus de dents prémaxillaires) les Boïnés, Eryeinés et *Cylindrophis*, et sous le nom d'Uropelissiens, les Uropeltidés.

Source : MNHN, Paris

les Opisthoglyphes, en avant de cette rangée, les Protéroglyphes, ou seulement sur le maxillaire mais canaliculées, les Solénoglyphes.

Cette façon de procéder, bien que tempérée par l'utilisation d'autres critères, tels que le tégument, les proportions du corps etc..., conduisait à placer ensemble des animaux bien différents par ailleurs. Reprenant une idée de Cope, Boulenger (1893, I, p. 171), introduit la présence ou l'absence d'hypapophyses vertébrales de la tête au cloaque comme caractère discriminatoire. C'est ainsi qu'il montre l'éloignement de *Lioheterodon madagascariensis* de la forme américaine *Heterodon nasicus*, ces deux animaux étant jusqu'alors confondus dans un seul genre.

Cette division des Colubridés en deux groupes rend évidente l'hétérogénéité des formes opisthoglyphes, qui apparaissent alors comme le résultat d'une tendance manifestée indépendamment dans au moins deux lignées distinctes (par exemple *Homalopsis* a des hypapophyses persistantes, *Malpolon* n'en a pas). Par contre certains cas sont ambigus ; ainsi est introduite une division dans l'ensemble apparemment naturel des Dipsadidés (s.l.) tandis qu'au sein même d'un seul genre (*Chrysopelea*) les deux possibilités se rencontrent (Brongersma 1938).

Enfin, la nature même et la signification phylogénétique des hypapophyses ont été l'objet d'interprétations variées. Nous ne reviendrons pas sur ce problème que nous avons exposé ailleurs (Gasc 1961, 1967 c), rappelons simplement que, si on les considère d'origine hypocentrale, elles font partie des constituants primitifs de la vertèbre, et leur absence marque un état secondaire. Comme les formes souterraines en sont généralement dépouvues, sauf aux premières vertèbres, cette disparition a pu en outre recevoir une signification adaptative. Dans ce sens la seule forme fouisseuse (*Atractaspis*) constitue précisément par la réduction d'hypapophyse une exception parmi les Vipéridés (Mc Dowell, 1961). A cette conception s'opposent plusieurs arguments. D'une part, la disparition des hypapophyses dans la région du tronc est un phénomène général chez les Squamates [1] (Hoffstetter et Gasc 1969), d'autre part, il n'est pas exclu que ces apophyses aient retrouvé un développement normal chez certaines formes. Cette éventualité a été invoquée par Hoffstetter * pour expliquer la forme hétérodoxe des hypapophyses rencontrée chez certains genres d'Hénophidiens (*Candoia, Tropidophis, Trachyboa*).

Cette réapparition peut être interprétée comme une néoformation, de même que dans le tronc les pièces intercentrales remplacent au cours de l'ontogénèse les hypocentres chez *Sphenodon* (Howes et Swinnerton 1901), ou bien comme un développement secondaire à partir d'un stade simplement réduit en dimension [2]. Quoi qu'il en soit, leur développement n'est pas aléatoire, puisqu'il s'accompagne de la présence d'un processus parapophysaire (Hoffstetter 1939), ce qui correspond à la présence de muscles sous-vertébraux différenciés (Gasc 1967 c). Nous verrons plus loin qu'on peut attribuer un sens fonctionnel précis à l'existence de ce complexe museulo-squelettique. En raison de toutes ces difficultés d'interprétation, d'autres caractères ont été envisagés pour établir des coupures systématiques au sein des Colubridés, et discerner les rapports d'affinité entre les Cénophidiens. L'examen des hémipénis (Cope 1895, Vellard 1928, Dowling and Savage 1960) a mis en évidence la valeur de la disposition assymétrique pour caractériser les Colubridés (au sens restreint d'Underwood 1967) ; les travaux de Haas (mise au point de 1962) concernant la musculature céphalique révèlent l'importance évolutive du muscle *levator anguli oris*, qui disparaît chez les formes avancées de Colubridés, et chez les Protéroglyphes. Des conclusions importantes ont pu être tirées de l'étude des glandes labiales, par leur disposition, leur structure et leur degré de différenciation histochimique (Smith and Bellairs 1947, Kochva 1962, Rosenberg 1967, Taw 1967) ainsi que de l'appareil de la morsure (Anthony 1955). Il ressort que la disposition protéroglyphe n'a de sens réel que sur le plan fonctionnel, ce qui réduit considérablement sa « distance » systématique vis-à-vis de la disposition opisthoglyphe ; et que certaines formes (voie « opisthodonte » Anthony) montrant cette dernière constitueraient les images d'étapes franchies pour

* en 1968.

1. Comme est générale la tendance à la disparition des hypocentres en position intercentrale chez les Mammifères dans la même région.

2. Un protocole précis de mesure de l'hypapophyse, tel que celui employé par Hoffstetter, montre d'ailleurs que l'absence totale d'hypapophyses est relativement rare. Il est bien sûr difficile de savoir à quel constituant vertébral appartient un simple mucron. Il peut être d'origine purement centrale (voir à ce propos Hoffstetter et Gasc 1969), mais ceci ne change rien à l'interprétation qui se fonde exclusivement sur l'aspect morphologique.

Source : MNHN, Paris

conduire à la disposition solénoglyphe. Mahendra (1938) et surtout Underwood (1967) se sont intéressés au squelette crânien et aux organes des sens. Les conclusions apportées par ce dernier auteur à son travail sur la rétine permettent de définir chez les Cénophidiens un type général, à quatre catégories de cellules, illustré par les Vipérinés, les Elapinés et certains Colubridés (Lycodontinés) à partir duquel on voit se former deux tendances distinctes : un groupe Colubridés et Natricidés qui ont perdu les petites cellules à bâtonnets (D) et le pourpre rétinien ; et un groupe formé des Crotalinés et du genre *Telescopus* qui ont perdu les petites cellules à cônes (C). Dans le schéma évolutif qui en dérive les Dipsadidae (*s.l.*) représenteraient le groupe central à partir duquel se seraient différenciées successivement deux radiations. D'abord les formes spécialisées par la fonction venimeuse, Vipéridés, Elapidés, Homalopsidés, ensuite celles représentant d'autres modes de spécialisation que la fonction venimeuse, Natricidés et Colubridés. Cette hypothèse, sous cette forme générale, paraît assez séduisante, en particulier parce qu'elle recoupe les faits provenant de l'étude d'autres formations anatomiques ; tout au moins n'est-elle pas en contradiction avec eux, et attribue à chaque poussée évolutive une valeur d'adaptation fonctionnelle. Schmidt (1950) avait déjà tenté de définir des niveaux évolutifs marqués par l'apparition de certains caractères dans des lignées distinctes (perte des membres, appareil venimeux plus ou moins perfectionné).

Actuellement, un certain nombre de modifications sont intervenues dans la classification des Cénophidiens. Les Aerochordidés en ont été exclus (*vide supra*), un certain nombre de familles sont regroupées parmi les Dipsadidés, qui font figure de groupe central (le plus près de la souche), tandis qu'on tend à supprimer les statuts particuliers fondés exclusivement sur une spécialisation (tous les Serpents connus comme mangeurs d'œufs étaient autrefois groupés parmi les Dasypeltidés ou Rachiodontidés), ou sur une répartition géographique (rapprochement entre les Pareinés d'Asie et les Dipsadinés d'Amérique Tropicale). Enfin il semble qu'on doive retirer *Atractaspis* des Vipéridés (Bourgeois 1968, Kochva) où ce genre faisait exception à toute règle, peut-être pour le placer auprès d'un petit groupe de Couleuvres opisthoglyphes, parmi lesquelles on peut remarquer *Miodon*, type qu'Anthony a pris comme illustration d'une étape Pro-vipéridé.

Données paléontologiques.

Les paléontologistes n'ont à leur disposition que des documents ostéologiques qui, dans le cas des Serpents, se réduisent à des vertèbres, plus rarement des fragments de crâne. Ils sont donc contraints de fonder leur diagnose sur des caractères morphologiques dont nous venons de voir l'insuffisance pour établir les rapports évolutifs au sein des Cénophidiens. Étant donné, par ailleurs, la relative pauvreté en restes fossiles terrestres, précisément aux époques les plus intéressantes de l'histoire des Squamates (Jurassique et Crétacé), les coupures systématiques utilisées en Paléontologie sont beaucoup plus grossières que celles dont se préoccupent les herpétologues. Elles s'arrêtent aux groupes naturels sur lesquels tout le monde s'accorde : Colubridé (Natricinés et Colubrinés), Vipéridés, Elapidés. Les documents les plus anciens ne dépassent pas les limites du Tertiaire où dans l'Eocène supérieur de Vénétie et l'Oligocène du Querey et de la Limagne, *Coluber beggiatoi* figure le premier jalon. L'attribution de ces restes à un genre abondamment représenté de nos jours laisse supposer que toute l'histoire antérieur du groupe nous est encore inconnue.

C'est au Miocène que se situe apparemment l'explosion du groupe, du moins si on en juge par le nombre des fossiles. Mais il est remarquable que dès l'Aquitanien des types aussi spécialisés que les Homalopsidés et surtout les Vipéridés, soient présents dans la Limagne, les Elapidés (*Palaenaja*) apparaissant au Vindobonien. A cet égard l'Ancien Monde est très riche par rapport au Nouveau Monde ; Hoffstetter (1955, 1967) en déduit la localisation eurasiatique du centre de dispersion des Cénophidiens. L'Amérique du Nord aurait été d'abord atteinte (*Palaeoelaphe* et *Heterodon* dans le Pliocène) puis le peuplement se serait poursuivi vers le Sud à la faveur des communications temporaires entre les deux parties du continent.

Quelques énigmes subsistent, en particulier à propos de l'origine des Crotalinés asiatiques (*Crotalus* apparaît au Pleistocène en Amérique) et des Elapidés américains (*Micrurus*). Quant aux Hydrophiidés, l'absence de fossiles est totale.

Source : MNHN, Paris

Extension géographique et tendances écologiques.

Malgré leur relative pauvreté, les données paléontologiques tendent à expliquer certains traits de la répartition géographique des Cénophidiens. Tous les groupes majeurs (Familles d'Underwood 1967) sont en effet distribués dans l'ensemble afroasiatique, et la plupart jusqu'à sa périphérie (Madagascar, Mélanésie, Australie). Les Homalopsidés n'ont pas atteint l'Amérique. Il s'agit vraisemblablement d'un groupe ancien, à présent représenté par des formes spécialisées, les Homalopsinés (de l'Inde à la Mélanésie) avec leur adaptation à un régime piscivore, les Boïginés (Afrique et Asie) et les Dasypeltinés, mangeurs d'œufs (Afrique et Asie). Les Elapidés se rencontrent entre certaines limites de latitude, ce sont des formes généralement terrestres, plus rarement arboricoles (*Dendraspis*) dans l'Ancien Monde, ils sont au contraire souterrains en Amérique. Les Vipéridés ont également une très large répartition, avec l'espèce *Vipera berus* ils atteignent le 60° de latitude nord [1]. On peut remarquer la tendance arboricole des Crotalinés d'Amérique du Sud, alors que dans l'ensemble il s'agit de formes plutôt terrestres. Un genre de Crotaliné nord-américain est piscivore sans être vraiment adapté à la vie aquatique (*Agistrodon*) et un genre de Vipériné africain (*Atheris*) est arboricole. Les Natricidés de l'Amérique du Nord montrent une grande différenciation et sont vivipares, alors que les formes de l'Ancien Monde, largement répandues sont ovipares. Ils ont en général une prédilection pour la vie aquatique et aucun n'est adapté à la vie souterraine.

Les Dipsadidés (au sens d'Underwood 1967) rassemblent des formes très variées. Dans l'Ancien Monde, ils sont absents d'Europe et d'Australie. Dans le Nouveau Monde ils sont représentés par les Dipsadinés, petite sous-famille arboricole, dont les ressemblances avec les Pareinés asiatiques laissent supposer qu'il s'agit d'un ancien groupe, ou bien d'une convergence étonnante, ces Serpents étant dans les deux cas mangeurs de mollusques terrestres. Terrestres (Sibynophinés, Xénoderminés), aquatiques, ou du moins nageurs (*Xenodon*), ils sont rarement souterrains (*Calamaria* et *Atractaspis* si on place ce genre dans les Lycodontinés).

Tous ces animaux appartiendraient, selon Underwood, à une ancienne radiation caractérisée par l'acquisition de dispositifs venimeux propres à immobiliser leurs proies et marquée par une tendance à la vie nocturne, ou bien à vie cachée [2]. Les exemples qui suivent illustreraient, toujours selon le même auteur, la seconde radiation dont les habitudes sont diurnes et où la fonction venimeuse perd de son importance en raison de l'accroissement du pouvoir de déglutition. Il s'agit des Colubridés (au sens d'Underwood, c'est-à-dire à hémipénis assymétriques) qui, en de nombreux cas occupent des places écologiquement complémentaires de celles des Natricidés. Répandus dans tout l'Ancien et le Nouveau Monde, ils sont terrestres ou arboricoles, jamais souterrains ni aquatiques. Selon cette hypothèse le mode de vie nocturne rencontré chez certains serait apparu secondairement.

Infra-ordre des SCOLECOPHIDIA, Duméril et Bibron 1844.

Analyse systématique.

Un certain nombre de caractères morphologiques permettent la réunion dans une même catégorie systématique majeure des deux familles souterraines, Typhlopidés et Leptotyphlopidés, qui par ailleurs sont très probablement issues de lignées indépendantes. Ils ont en commun plus d'une rangée d'écailles par segment vertébral (Gans et Taub 1965, Alexander et Gans 1966), des vestiges pelviens situés à l'intérieur des côtes ne faisant pas saillie hors du tégument, foie mutilobé, une rétine avec un seul type de cellules visuelles (perte des cônes, Underwood 1967), et pour l'appareil génital femelle, un oviducte droit seulement (Fox et Dessauer 1962). De façon générale ce groupe dégage une impression

1. Ils sont toutefois absents de l'Australie.

2. Les anglo-saxons emploient le terme « secretive », qui ne paraît pas avoir de correspondant en français, pour désigner les animaux vivant dans cette frange de milieu à laquelle on n'attache pas suffisamment d'importance : le dessous du tapis des débris organiques, surtout végétaux. Ni souterrain, ni en plein air et abrité de la lumière, ce milieu particulièrement riche en formes vivantes de toutes sortes, nous paraît avoir joué un rôle important dans l'histoire des Squamates serpentiformes.

Source : MNHN, Paris

d'archaïsme mêlé d'hyper-spécialisation. Toute la difficulté d'une recherche de leurs affinités naît de là, et c'est finalement avec un fond de septicisme qu'Underwood les désigne comme les meilleurs représentants d'une forme ophidienne souche (p. 60 « most of the features of the Scolecophidia are aberrant rather than primitive »).

Néanmoins leur appartenance aux Serpents paraît désormais acquise définitivement, les observations de Mosauer (1935) sur une prétendue musculature lacertilienne et celles de Robb sur les hémipénis qui seraient érectiles mais non inversibles (c'est-à-dire pas conformes au type Squamate) n'ont pas été confirmées (voir aussi Mc Dowell and Bogert 1954, Underwood 1957 b).

La divergence la plus étonnante entre les deux familles réside dans le squelette cranien. Alors que les Leptotyphlopidés ont un crâne conforme à leur mode de vie, avec immobilité des os de l'ensemble maxillo-palatin, et une arcade dentaire supérieure sans dents, les Typhlopidés possèdent un maxillaire très mobile pourvu de dents selon la disposition qui paraît fondamentale chez les Ophidiens, et qui, chez un Cénophidien, ferait songer bien à tort, à l'esquisse d'un appareil de type vipéridé !

Il n'est pas impensable que, pour des raisons d'équilibre entre les diverses catégories systématiques, ont soit amené à élever chacune de ces deux familles au rang de super-famille, en maintenant par ailleurs, comme nous l'avons suggéré plus haut, un plus grand écart entre cet infra-ordre et le reste des Serpents actuels, réunis en un nouvel infra-ordre, selon le schéma conforme à l'opinion d'Hoffstetter en 1955 :

Scolecophidia { Typhlopoidea / Leptotyphlopoidea
Alethinophidia { Booidea / Colubroidea

Données paléontologiques.

Probablement pour des raisons de milieu, les documents fossiles sont rares et décevants. Ils sont présents dans l'Eocène inférieur de Belgique, dans le Miocène de France (*T. grivensis*, Hoffstetter 1946) et du Maroc (Hoffstetter 1962). Il est pourtant probable qu'étant donné leur degré de différenciation, les Scolécophidiens s'enracinent fort loin dans le temps.

Extension géographique et tendances écologiques.

Cette ancienneté se trouve confirmée par l'importance de leur extension jointe au mode de vie exclusivement souterrain. Les Typhlopidés sont cosmopolites, présents même dans certaines îles océaniques. En leur sein se détachent toutefois les Anomalepinés, restreints à certaines régions d'Amérique du Sud et d'Amérique Centrale.

La répartition géographique des Leptotyphlopidés recouvre celle des Amphisbéniens : Amérique Tropicale et Afrique. Tous ces Serpents se nourrissent d'invertébrés, larves ou adultes, rencontrés dans leurs tunnels. Il est probable que certains vivent littéralement dans les termitières dont il prélèvent régulièrement un contingent d'habitants.

II. — LA PLACE DES CARACTÈRES DE LA MYOLOGIE AXIALE PARMI LES CRITÈRES SYSTÉMATIQUES

Si l'on ne tient pas compte des travaux descriptifs limités à quelques types de Serpents (Tyson, 1682 ; Home, 1812 ; Hübner, 1815 ; D'Altou, 1836 ; Cuvier, 1836 ; Nishi, 1919), c'est la thèse de Vallois (1922) qui fournit la première mise en valeur de l'originalité des dispositifs musculaires liés à l'axe vertébral chez ces Reptiles. Toutefois cet auteur s'attache surtout à déceler les différences qui peuvent être liées au mode de vie. C'est ainsi qu'il insiste sur le faible développement de la fraction épisomatique et la prédominance des éléments incontractiles chez les formes arboricoles, contrairement à celles exclusivement aquatiques. Cette tentative est donc plutôt d'ordre fonctionnel que systématique. En outre, seule la fraction épisomatique de la musculature axiale est envisagée dans ce travail dont le cadre systé-

Source : MNHN, Paris

matique s'étend à l'ensemble des Vertébrés. Nous avons souligné ailleurs l'importance des conclusions qu'il en tire à propos du stade reptilien d'organisation (Gasc 1967 c). L'ouvrage de Mosauer (1935) est tout différent, à la fois dans le style et dans l'esprit. Son but essentiel est précisément de dégager les grandes lignes de l'organisation musculaire dans chacun des groupes majeurs de la Systématique des Serpents. Il se situe donc directement comme le continuateur de Cuvier (Leçons d'Anatomie comparée, t. I, p. 300) qui le premier avait insisté sur la distinction entre un type propre d'organisation des muscles axiaux chez les Boïdés, les Vipéridés et les Colubridés. Cette publication de Mosauer reste le modèle du genre par l'effort de clarification des termes utilisés jusqu'alors, et de précision dans la description d'un grand nombre d'espèces. Dans l'esprit de son auteur, il s'agissait d'utiliser ensuite ces données de base pour mieux comprendre la mécanique locomotrice sur laquelle il avait déjà fait paraître une publication très pertinente (1932). Il n'a pu, semble-t-il, poursuivre son œuvre jusqu'au terme n'ayant jamais publié la synthèse des données anatomiques et des observations cinématiques.

Mosauer insiste par ailleurs sur l'importance de certaines relations entre muscles voisins, ainsi qu'entre muscles et pièces squelettiques, et, sur cette base, il a pu tenter non seulement de réduire chacun des trois types considérés comme fondamentaux à un petit nombre de caractères myologiques, mais en plus il les relie par une ligne évolutive. C'est ainsi qu'il met l'accent sur les rapports de fusion ou d'indépendance entre les divers éléments du transversaire épineux, sur la différenciation de faisceaux dans la couche intercostale, et sur la libération des attaches vertébrales au profit de liaisons tendineuses entre les faisceaux de muscles voisins. Certains de ces critères sont, nous le verrons, discutables. Dans son travail d'homologation des muscles, il utilise implicitement l'innervation bien qu'il ne la figure pas dans le détail.

Enfin, il parvient à dégager des formes intermédiaires, certains Colubridés présentant par exemple un type d'organisation Vipéridé etc., nous en discuterons plus loin. Toutefois au niveau de l'interprétation phylogénétique Mosauer a fait preuve d'une grande prudence. Il a voulu d'abord établir des types morphologiques fondés sur des faits précis, et dans ses conclusions il n'hésite pas à donner successivement des hypothèses contradictoires. Les Vipéridés, par exemple, présentent un ensemble de traits plus simples que les Colubridés et leur organisation musculaire lui paraît moins spécialisée (chaînes musculo-tendineuses courtes). L'abandon de l'hypothèse de leur descendance à partir de Colubridés paraît donc se justifier. Il ne manque cependant pas de souligner qu'on pourrait tout aussi bien supposer, au cours de l'évolution particulière des Vipéridés, la perte de ces liaisons tendineuses, et de certains muscles courts (inter-articulaire inférieur [1]). Il conclut prudemment en supposant l'existence probable d'une communauté d'origine des deux types.

Les travaux d'Auffenberg (1958, 1961, 1962, 1966) s'inscrivent rigoureusement dans le même cadre que ceux de Mosauer. C'est une continuation de la même méthode comparative limitée aux Serpents, mais en raison peut-être des activités paléontologiques de cet auteur, la tendance à l'interprétation phylogénétique est très marquée. Il s'est attaché spécialement à l'étude de ces cas embarrassants, ces irréductibles de la systématique, toujours marginaux par un aspect et dont on attend soit qu'ils s'intègrent dans un groupe constitué, soit qu'ils nous révèlent des relations entre groupe (familles « périphériques » des Hénophidiens en particulier). C'est à partir de ces derniers travaux que les caractères de la Myologie axiale furent de plus en plus pris en considération. Alors qu'en 1951 Bellairs et Underwood consacrèrent seulement 30 lignes à toute la musculature du tronc dans leur travail sur l'origine des Serpents, en 1967, Underwood développe sur deux pages les données fournies sur ce sujet par les travaux de Mosauer et Auffenberg. En réalité les problèmes délicats posés par certaines des observations de Mosauer sont toujours sans solution, et Auffenberg, dans un article général sur la locomotion apode (1962) laisse percevoir la cause de ces difficultés. Depuis Mosauer, les recherches se sont trop exclusivement centrées sur les Serpents, isolés de leur contexte systématique. Les travaux de Nishi (1919) et de Vallois (1922), au contraire essentiellement extensifs ont été ignorés, et aucun travail comparatif au niveau des Squamates n'était venu tempérer certaines des hypothèses élaborées à partir du domaine restreint des Serpents.

1. Ce muscle existe pourtant chez les Vipéridés (*vide infra*).

Source : MNHN, Paris

Par ailleurs, l'utilisation de caractères myologiques en Systématique se heurte à une grande difficulté méthodologique. On admet leur valeur pour enrichir la diagnose de certaines formes, mais il paraît discutable de les utiliser pour établir des relations phylétiques. En général, la musculature est considérée comme un élément très sujet à variation chez les Vertébrés, sous le prétexte qu'elle est plus directement soumise aux « adaptations » diverses [1]. Mais soulignons déjà un certain nombre de contradictions à ce propos.

Par exemple, l'ostracisme dont la musculature fait l'objet en systématique est très variable selon les appareils. A cet égard la musculature des mâchoires est nettement favorisée, surtout grâce à l'activité de Haas depuis de nombreuses années (cf. la revue faite par cet auteur en 1962). Or un tel ensemble mécanique traitant le matériel alimentaire n'est-il pas *a priori* spécialement sounis à des adaptations ? Par contre, l'appareil locomoteur dans son ensemble est rarement pris en considération en raison de sa trop grande labilité, ce qui paraît incohérent. En effet, pour appuyer certaines hypothèses, il arrive même d'inverser l'ordre d'importance relative des données. C'est ainsi que Weaver (1965), dans un article consacré à l'anatomie cranienne des Xénodontinés, insiste sur la valeur de certaines dispositions musculaires au niveau axial, dans la démonstration d'un stade protovipéridé illustré par *Xenodon*. Selon lui, la musculature céphalique perd de son importance phylogénétique dans une lignée où l'appareil de la morsure se spécialise. Nous discuterons plus loin de la validité des faits avancés ; il nous paraît important de dire ici que les dispositifs axiaux ne sont pas théoriquement moins sujets à l'influence de cette transformation, puisque les Vipéridés frappent plus qu'ils ne mordent, en mobilisant toute une portion du corps de façon caractéristique.

Il s'agit, à notre avis, du résultat d'une mauvaise conception de l'organisme, et aussi d'une certaine déviation, tout à fait inconsciente naturellement. En effet, nous voulons d'une part conserver une division schématique entre les caractères profondément inscrits, conduits au cours du temps par les souterrains génétiques, et des caractères liés plus directement aux rapports qu'entretient l'organisme avec le milieu sous toutes ses formes, nous sommes d'autre part contraint par les faits réels d'utiliser « pour les besoins de la cause » les caractères qui se révèlent importants, quelle que soit leur place dans la division théorique préalable.

De ce conflit entre une raison théorique et une raison pratique naît un malaise qui nous paraît caractéristique des sciences biologiques directement confrontées avec les formes vivantes actuelles ou passées. Sans doute, à défaut d'un corps de théories, ces sciences devraient-elles s'armer d'une doctrine offrant une cohérence méthodologique.

Aussi bien pour en revenir à la musculature axiale des Serpents, les données qu'elle fournit, sont-elles le plus souvent intégrées dans un cadre déjà préparé, parce qu'on les juge nécessairement subalternes. Ce procédé est évidemment contraire au principe des corrélations, selon lequel il faut d'abord discerner les rapports entre les éléments anatomiques, l'organisme n'étant pas issu d'une juxtaposition mais d'un ensemble structuré de niveaux emboités.

C'est pourquoi certaines des interprétations avancées par Auffenberg sur l'évolution de la musculature axiale des Serpents nous paraissent contestables, puisque, comme nous l'avons déjà signalé (Gasc 1967 c, p. 70), il suffit d'étendre le champ d'investigation à l'ensemble des Squamates pour obtenir une inversion du sens évolutif supposé.

Dans cette voie la synthèse récente d'Underwood sur la classification des Serpents (1967) est très remarquable. L'auteur passe en revue les principales données anatomiques connues à ce jour, en les traitant sur un plan d'égalité.

Il parvient ainsi à esquisser différentes étapes d'organisation. Par ailleurs dans ses proches recherches sur les cellules visuelles, il a étendu son étude comparative à l'ensemble des Squamates. Cette double démarche extensive, consistant à replacer l'élément étudié dans son contexte organique, mais aussi le groupe étudié dans son contexte historique, nous paraît être la meilleure méthode.

C'est dans cet esprit que nous avons conduit nos investigations, d'abord en considérant, comme nous y invite Vallois (1922), le stade reptilien comme type d'organisation primordiale des Amniotes,

1. Nous développerons plus loin une critique de cette opposition entre caractère dits « adaptatifs » et caractère dits « phylogénétiques » (voir aussi Gasc, 1970).

Source : MNHN, Paris

et en cherchant à dégager les caractéristiques des Squamates, en décrivant ensuite les transformations subies par l'ensemble musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les formes apodes de cet ordre. On peut alors seulement avancer la probabilité d'une valeur systématique pour certains caractères, ou bien au contraire s'en tenir à discerner chez les Serpents actuels, des types morpho-fonctionnels, dérivés indépendamment d'une forme souche.

La première partie de ce plan de recherche a fait l'objet de plusieurs de nos publications (Gasc, 1965, 1966, 1967 a, 1967 b, 1967 c, 1968, 1969 a). Ce qui nous permet à présent d'aborder avec beaucoup de prudence et d'esprit critique une étude comparative restreinte aux Serpents.

III. — DISCUSSION MÉTHODOLOGIQUE POUR L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA MUSCULATURE AXIALE DES SERPENTS

Le bref rappel historique qui précède nous a révélé l'existence d'un malaise qui devient particulièrement aigu lorsqu'on tente de rapprocher forme et fonction. Il nous est apparu particulièrement difficile d'ordonner nos observations et de construire notre travail en l'absence d'une doctrine, ou du moins d'une méthode répondant à une certaine conception de l'organisme vivant. Aussi bien cette recherche fut-elle d'abord critique, nous en avons pris les éléments non seulement dans notre propre domaine, mais aussi dans des domaines voisins, nous appuyant parfois sur des travaux entrepris par des collègues, ou menés en collaboration avec des chercheurs d'autres disciplines [1].

Nous ne pensons pas, d'ailleurs, trahir en cela la tradition de l'Anatomie comparée, qui est liée dans son esprit même à un effort de synthèse et de réflexion sur les formes vivantes. C'est pourquoi cette science ressemble si peu à l'image qui est trop souvent répandue d'une branche morte. Rattachée aux préoccupations profondes de l'esprit humain, elle possède au contraire ce dynamisme fécond dont on tend à déplorer l'absence dans les sciences techniques.

Avant de parvenir à une idée du Squamate serpentiforme telle qu'on puisse fondre en un ensemble cohérent les observations relatives au squelette axial, à la musculature et à leur fonctionnement, et les performances biologiques des Serpents, ainsi que leur rapports d'affinité, il nous faut passer au crible les concepts sur lesquels reposent habituellement nos interprétations des faits.

Les divers écueils de la Classification évolutive.

Comme bien souvent, en la matière, il faut remonter à un texte de la fin du XVIII[e] siècle pour situer les fondements du problème. Buffon écrit (Oiseaux, I, p. 6) « J'entends par le nombre de parents, le nombre des espèces voisines et assez ressemblantes pour pouvoir être regardées comme des branches collatérales d'une même tige, ou d'une tige si voisine d'une autre, qu'on peut leur supposer une souche commune et présumer que toutes sont originairement issues de cette même souche à laquelle elles tiennent encore par ce grand nombre de ressemblances communes entre elles ; et ces espèces voisines ne se sont probablement séparées les unes des autres que par les influences du climat, de la nourriture, et par la succession du temps qui amène toutes les combinaisons possibles, et met au jour tous les moyens de variété, de perfection, d'altération et de dégénération ».

Historiquement un certain nombre de principes de la systématique ont été ainsi définis, reposant sur l'idée de la descendance des êtres, c'est-à-dire d'un passage étroit d'individu à individu, tel que le révélèrent, beaucoup plus tard, les travaux définitifs de Herm Fol et du Thuret sur la reproduction.

Or, ce principe est difficile à concilier avec la découverte de l'existence à tous les niveaux systématiques de chimères, où se trouvent mêlés des éléments apparemment empruntés à plusieurs lignées.

1. Je remercie Monsieur A. Raynaud, Directeur du Laboratoire d'Embryologie expérimentale de l'Institut Pasteur, d'avoir bien voulu commencer avec moi une étude comparée de la mise en place des ébauches des ceintures chez les Sauriens tétrapodes et apodes.

Source : MNHN, Paris

Non seulement de cette contradiction naît un conflit constant entre Transformisme pur et Science de l'Hérédité, mais encore tout effort de classification évolutive se heurte à des notions telles que : convergence, parallélisme, chaînons manquants, etc... Dans la pratique, on applique la définition citée plus haut, et, partant du principe de descendance on suppose une souche commune à deux formes présentant un certain nombre de caractères comparables sinon identiques. Dans la plupart des cas, on est amené à définir, à l'intérieur d'un cadre systématique, et en son intérieur seulement, une hiérarchie des caractères employés. Cette hiérarchie n'est pas établie sur des critères purement biologiques, mais essentiellement avec la pensée de rendre plus évidents à l'esprit humain les rapports entre les êtres.

Sans vouloir retomber ici dans le débat médiéval du Réalisme et du Nominalisme [1], il est certain que cette démarche, particulièrement lorsqu'elle est appliquée aux petites catégories systématiques, conduit à des combinaisons de termes plus qu'à une meilleure connaissance des rapports historiques des formes vivantes.

Il est peut souhaitable que les caractères retenus comme décisifs, après une critique sévère, soient hiérarchisés à ce niveau. Dans ce sens on peut espérer quelques résultats de la systématique quantitative, puisqu'elle peut permettre rapidement la mise en évidence de corrélations insoupçonnées, et, au moyen de machines électroniques, de confronter une masse importante d'informations pouvant provenir de disciplines diverses. Mais là encore il faut craindre qu'on se contente de ne confier que des informations orientées selon des schémas préétablis, qu'on se contente, en quelque sorte, de contrôler et d'étoffer des clefs dichotomiques déjà existantes (danger qui se fait jour dans un article récent. Peters 1969).

Le problème est bien en effet dans cette ambiguïté fondamentale de la systématique, de reconnaître les taxons et révéler leurs liens historiques. Il n'y a pas de connaissance sans reconnaissance préalable. Il nous faut inventorier les objets qui nous entourent pour ensuite les comprendre. Mais ce travail d'inventaire ne peut pas être définitif, puisqu'au fur et à mesure de l'accroissement de notre compréhension, l'importance des critères retenus et les rapports réels entre les formes se dévoilent peu à peu.

C'est le mérite essentiel de Cuvier d'avoir su reconnaître dans le principe des corrélations un moyen de doter la Biologie d'un instrument qui n'a de comparable que le tableau de la Classification périodique des éléments de Mendéléév.

Mais, alors que la simple conjugaison du nombre atomique et du nombre d'électrons périphériques [2] permet d'obtenir non seulement une image cohérente de la séquence des éléments chimiques, mais en plus une idée de leurs propriétés fonctionnelles, le nombre des facteurs entrant dans la détermination de la forme des êtres vivants est telle qu'une analyse bi ou même tri-dimensionnelle est incapable de dépasser un certain degré de probabilité.

La Systématique ne saurait donc être en Biologie un simple travail de mise en archive, ce doit être avant tout une réflexion critique sur chacun des caractères fournis par toutes les autres disciplines et une tentative constamment renouvelée de synthèse. Au lieu de constituer pour une génération des cadres rassurant pour l'esprit et dont la précarité est bientôt mise en évidence, le systématicien, comparable à un funambule jongleur, doit, tout en conservant un équilibre toujours menacé, changer de points d'appui, et, soupesant les critères qui lui sont proposés, ajouter à chaque pas une probabilité supplémentaire à notre connaissance.

1. La philosophie réaliste domina la pensée médiévale jusqu'au XIV^e siècle. Le réalistes croient en la réalité des concepts auxquels parvient l'esprit après examen du monde extérieur. Il suffit de répondre à un certain nombre de questions, de faire l'inventaire des qualités d'un objet, pour connaître la place qu'il occupe de toute éternité dans l'Univers. Selon cette philosophie le monde est un tout clos, défini par les idées, les substances qui résident en toutes choses : c'est un idéalisme fixiste. Pour les philosophes nominalistes, qui l'emportèrent grâce à la personnalité de Guillaume d'Occam (William Ockham qui enseigna à Oxford puis à Paris au début du XIV^e s.), la réalité n'est représentée que par les individus, les faits isolés, et les concepts de l'esprit humain ne sont que des signes commodes, sans valeur universelle. Mais on peut utiliser ces signes empiriquement, en particulier en recherchant, par l'observation, la coïncidence entre les phénomènes (*sensu stricto* : ce qui est apparent) : c'est un empirisme qui ouvre la voie à la Science expérimentale.

2. Ceci est la justification actuelle de la Classification périodique que Mendeleev ne connaissait pas. Comme le principe de corrélation pour Cuvier, il ne s'agissait d'abord pour lui que d'un modèle empirique et inductif à partir duquel il devenait possible de procéder à des déductions.

Source : MNHN, Paris

L'effort critique doit d'abord porter sur trois idées maîtresses de la pensée biologique, antériceures même à l'idée du Transformisme : l'idée de la descendance, l'idée d'une Échelle des êtres et l'idée du Milieu s'opposant ou s'imposant aux êtres. Selon la prédominance ou l'exclusion d'une de ces idées, le schéma devant servir de base pour l'insertion des formes dans une classification sera très différent. On a pu décrire ainsi plusieurs conceptons fondamentales, linéaire, arborescente, réticulaire ou fibreuse (voir Lessertisseur 1960). Nous avons vu en commençant combien il était rebutant de vouloir consilier l'idée d'une descendance linéaire avec la réalité qui nous montre des formes où les caractères de lignées différentes se trouvent mêlés. En outre les lignées ne doivent plus être considérées comme une suite d'individus, mais comme des ensembles, espèce ou populations. Nous exposerons plus loin des illustrations concrètes de cette difficulté à laquelle se heurtent les essais de classification des Serpents.

Quant à l'idée de l'Échelle des êtres, on peut dire que les Serpents en ont été les victimes désignées. Cette très ancienne conception hiérarchique du monde vivant a servi de fondement à la plupart des Classifications, mais c'est sans doute Lamarck qui en a donné le premier l'expression la plus solide dans sa Philosophie zoologique (1809) [1]. Cette idée fut la condition théorique préalable à l'établissement d'une hypothèse transformiste. Depuis Lamarck, le critère essentiel de cette hiérarchie est le « perfectionnement » des organismes, c'est-à-dire le degré de complexité de l'organisation, par la structure des organes et les rapports qu'ils entretiennent, mais c'est aussi, dans la perspective lamarcko-darwinienne, le degré d'efficacité de l'être, son aptitude à survivre et surtout à se reproduire. C'est donc précisément à ce niveau que viennent interférer, d'une part l'idée de descendance, d'autre part l'idée du milieu, entité se dressant face à l'être. Aussi bien à partir de 1860, toutes les prémisses des discussions ultérieures sont-elles à la disposition de plusieurs générations de biologistes et de philosophes, à la recherche d'une doctrine cohérente du Transformisme.

Le schéma hiérarchique, tel qu'il était proposé laissait en effet un champ très vaste à l'interprétation. Tout repose en fin de compte sur l'idée qu'on se fait de l'être vivant. Si on le considère lui-même comme constitué d'éléments hiérarchisés, on tiendra compte, pour lui attribuer un rang, de ce qu'on suppose être l'appareil suprême. C'est ainsi qu'à la suite des progrès considérables réalisés dans la connaissance du système nerveux, et en prenant toujours comme ligne de mire le phylum des Vertébrés conduisant à l'Homme, on en vint à confondre évolution et cérébralisation. Nous avons montré ailleurs (Gasc et Lessertisseur 1964) que même le processus de la céphalisation était bien autre chose qu'une cérébralisation. Il s'agit au contraire d'un vaste ensemble de transformations affectant les rapports entre les éléments de la structure céphalique, de telle sorte que l'évolution des pièces masticatrices (de tout le splanchnocrâne chez les Vertébrés) pourrait aussi bien être mise au premier plan. Par ailleurs, l'extension du champ d'investigation à la plus grande partie des représentants du Monde Animal ne pouvait que laisser des doutes sur le rôle primordial du degré de complexité du système nerveux dans l'aptitude à survivre et à se reproduire.

Il y a donc un danger à vouloir confondre *a priori* efficacité et complexité, c'est-à-dire l'idée d'une sélection darwinienne et d'une hiérarchie évolutive ; elles s'appliquent semble-t-il à des phénomènes d'ordre différent, ce qu'illustrent les espèces panchroniques et la coexistence dans la nature actuelle de formes de vie très « simples » et d'autres très « complexes ». En outre on ne s'est pas encore accordé sur le niveau auquel devrait se manifester cette complexité, niveaux moléculaire, microscopique ou macroscopique. Nous avons énoncé (Gasc 1970) cette nécessité de ne comparer que des éléments de même niveau en citant l'exemple suivant : May (1945) insiste sur l'uniformité morphologique

1. « D'abord, on est forcé de reconnaître que la série des animaux, distribués conformément à leurs rapports naturels, présente une série de masses particulières, résultantes des différents systèmes d'organisation employés par la nature, et que ces masses distribuées elles-mêmes d'après la composition décroissante de l'organisation, forment une véritable chaîne. Ensuite, on remarque que, sauf les anomalies dont nous déterminerons la cause, il règne d'une extrémité à l'autre de cette chaîne, une dégradation frappante dans l'organisation des animaux qui la composent, et une diminution proportionnée dans le nombre des facultés de ces animaux ; en sorte que si à l'une des extrémités de la chaîne dont il s'agit, se trouvent les animaux les plus parfaits à tous égards, l'on voit accessoirement à l'extrémité opposée les animaux les plus simples et les plus imparfaits qui puissent se trouver dans la nature ». Rappelons que Lamarck choisit un plan d'exposition inverse de celui que nous adoptons habituellement. Il suit le sens de la « dégradation », et non celui du « perfectionnement ».

Source : MNHN, Paris

du système nerveux chez les Vertébrés comparée aux variations de l'appareil respiratoire. En effet des deux systèmes, ce dernier est apparemment plus engagé dans la dialectique de l'organisme avec le milieu, plus directement soumis à des exigences physico-chimiques, il montre des modifications macros copiques importantes selon le type de milieu fournisseur d'oxygène. Par contre, si on s'attache à ne comparer, dans les deux systèmes, que des niveaux équivalents, en partant de la grande fonction que chacun assume (information — intégration — commande pour le système nerveux ; libération de l'énergie chimique des métabolites pour le système respiratoire), les modifications paraissent bien plus grandes au niveau cellulaire dans le système nerveux par la multiplicité des synapses, l'apparition de relais nouveaux, le remaniement et l'accroissement de portions entières de l'encéphale, etc... alors que les cellules employées dans le système respiratoire ont des rapports remarquablement uniformes. En outre, il faut toujours avoir présent à l'esprit que la complexité structurelle n'implique pas nécessairement une complexité fonctionnelle.

Vers une conception de l'organisme en tant que complexe structuré.

L'étude de formes réputées engagées dans une impasse, comme les Serpents, est particulièrement propice à la mise en évidence des erreurs de perspective qu'a introduit en Biologie l'acceptation sans critique des concepts précédemment discutés qui furent féconds et, il nous faut le reconnaître, répondent à un aspect de la réalité.

Prisonniers qu'ils étaient de l'aspect téléologique du concept de Progrès, dont Szarski a récemment présenté une étude critique très pertinente (1968), les naturalistes ne se sont, depuis la fin du siècle dernier, intéressés aux formes apodes qu'en tant qu'êtres privatifs. Ce point de vue a conduit à deux types de travaux.

D'une part des études comparatives sur des formes réunies par leur aspect régressé (Heusinger 1828, Fürbringer 1870 à 1900, Humphrey 1872, Sauvage 1878, Cope 1892, Coe and Kunkel 1906, Bellairs et Underwood 1951, Underwood 1957 a) faisant un constat de l'état rudimentaire de certain de leurs organes, complétant en cela les observations classiques de Cuvier (1836) et s'attachant parfois à percevoir les modalités du processus régressif (Krieg 1919, Essex 1927).

D'autre part des études qui ne portent que sur les formes apodes sans vouloir les comparer à des formes voisines, ni les intégrer dans leur contexte systématique, par exemple pour les Amphisbéniens (Smalian 1885), pour les Serpents (Mosauer 1935, Bellairs 1950, Mlynarski et Madej 1961, ainsi que les travaux myologiques d'Auffenberg 1958, 1961).

Severtsov fut le premier, semble-t-il, à situer côte à côte, parmi les processus évolutifs, les phénomènes « progressifs » et les phénomènes « régressifs » (1931 a). En outre, son travail sur la réduction des organes chez les Vertébrés (1931 b) n'est pas de tout un simple catalogue descriptif. Il met en évidence les retentissements multiples qui accompagnent ce qu'on perçoit d'abord comme une réduction, il envisage l'organisme comme un tout génétiquement structuré et dégage en particulier la corrélation qui existe entre la réduction des membres et l'allongement du tronc, ce dernier étant, selon lui, le *primum movens* du processus. L'essentiel de ces idées ont été reprises par Stokely (1947) et poussées plus avant dans la voie du lamarkisme, par son insistance sur le rôle de l'organisme face aux exigences du milieu.

Adhérant complètement à la conclusion de Szarski (1968), nous voyons un progrès évolutif dans tout processus *quel qu'il soit*, tendant à augmenter la différence entre les formes descendantes et les formes progénétrices. Toutefois, nous verrons plus loin qu'il faut être prudent dans cette voie, et ne pas glisser vers un platonisme déguisé. Cette position nous a conduit tout naturellement à critiquer un autre concept, celui de « régression des organes » (Gasc 1970 b). L'analyse [1] nous a révélé que derrière ce concept se cachaient deux idées appartenant à une mentalité pré-scientifique, d'une part celle de la finalité de l'évolution, d'autre part celle d'une indépendance des parties dans le tout organique (conception d'Empédocle).

1. L'essentiel du développement qui suit a constitué la matière d'une communication faite en août 1969, à Istamboul, lors d'un « NATO advanced Study Institute » sur le thème « Evolution des Vertébrés ».

Source : MNHN, Paris

Une revue des différents cas présentés parmi les Vertébrés, et en particulier de l'appareil hyobranchial des Mammifères (Gasc 1967 a), mais surtout l'étude des Squamates serpentiformes replacés dans un contexte systématique large, nous ont fourni de nombreux arguments en faveur de cette opinion.

Rappelons que la comparaison de tous les Sauriens permet de mettre en évidence l'existence d'une tendance vers un type serpentiforme qui s'est manifesté selon des modalités différentes dans chaque grand groupe systématique à l'exception des Iguaniens (fig. 2). Mais dans tous les cas, le processus s'accompagne de remaniements profonds de tout l'organisme : élongation du tronc, uniformisation apparente des vertèbres, remaniements musculaires, etc... (Gasc 1967 d).

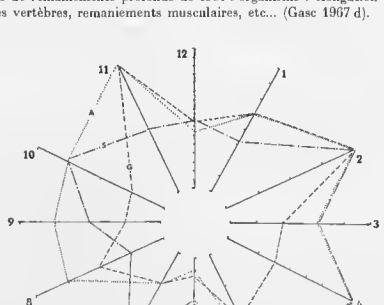

Fig. 2. — Diagramme polaire mettant en évidence les différentes modalités d'organismes serpentiformes chez les Sauriens. S : Scincomorphes (ex. : *Feylinia*) A, Anguimorphes (ex. *Anguis*) ; G, Gekkotiens (ex. : *Pygopus*). Chaque exemple est pris comme type représentatif d'une modalité (voir Gasc, 1967 d). Les caractères indiqués par les rayons sont soit quantitatifs (12, nombre de vertèbres présacrées ; 1, longueur relative de la queue ; 6, site cardiaque par rapport à l'axe vertébral), soit qualitatifs (2, 3, 4, 5, degré de développement des membres et ceintures antérieurs et postérieurs ; 7, position de la dernière hypapophyse ; 8, constitution du sacrum ; 9, extension du parathorax ; 10, position des processus costaux ; 11, présence ou absence de parasternum). Le gradient étant choisi dans le sens centrifuge, le périmètre est d'autant plus grand que l'espèce est serpentiforme. La portion comprise entre 6 et 12 révèle les incongruences caractéristiques de différences systématiques dans les modalités. Ce diagramme est cité ici à titre d'exemple général, le détail de l'analyse étant consigné dans Gasc, 1967 d.

C'est toute la structure de l'organisme qui s'en trouve modifiée. Il n'est pas possible d'isoler les organes « ci-devant locomoteurs » du reste de l'organisme. On peut simplement constater la décroissance de la part qu'ils prennent à la fonction locomotrice, alors que s'est accrue celle du système musculosquelettique axial dans cette même fonction. Un organe quel qu'il soit n'est donc régressé que si on l'examine isolément, c'est-à-dire dans des conditions contraires à la réalité biologique. Il a subi ce que nous avons appelé une *transformation basse*, étant passé, dans la sphère fonctionnelle à laquelle il participait, du premier plan à l'arrière plan, voire même ayant glissé dans une autre sphère fonctionnelle. Le même processus de remaniement introduit dans les organismes des *transformations hautes*, permettant la promotion relative d'un élément (en particulier dans le système nerveux central). Ces transfor-

Source : MNHN, Paris

mations laissent donc toutes possibilités à des glissements progressifs d'un élément d'une sphère fonctionnelle à une autre par une lente distorsion des rapports qui lient les éléments au sein de l'organisme. C'est ainsi que la réduction du complexe appendiculaire pelvien s'accompagne de la libération des vertèbres sacrées, de la bifurcation des côtes sacrées et même des premières caudales, constituant le parathorax qui loge les cœurs lymphatiques postérieurs, tandis que dans d'autres cas les membres montrent un dimorphisme sexuel et fonctionnent en tant qu'organes d'accrochage dans l'accouplement (Pygopodidés, Dibamidés, Boidés). Ces deux types de transformations, la première étant de loin la plus fréquente, sont peut-être à rapporter aux conditions particulières que crée l'allongement extrême du corps pour l'hémodynamique et le rapprochement des sexes. Un élément théoriquement appelé à disparaître par le rétrécissement de son champ d'action dans une fonction peut subsister à la faveur d'un glissement de fonction qui l'intègre dans une structure nouvelle. Il existe bien sûr des circonstances qui prédisposent, ou du moins rendent possibles, de telles transformations en particulier au cours d'un stade intérimaire nécessitant une polyvalence fonctionnelle. Ce sont principalement le voisinage topographique et la communauté morphogénétique (ex. les membres postérieurs des Squamates, l'appareil hyo-branchial des premiers Tétrapodes, les os de l'arrière mandibule des Reptiles mammaliens), mais aussi l'absence de compétition. C'est ainsi que la relative rareté de l'intégration des appendices pelviens au système reproducteur chez les formes apodes a peut-être pour cause l'existence préalable d'hémipénis. En outre, il semble bien que, d'après les observations de Raynaud (1968), il y ait des relations étroites entre l'ébauche des membres postérieurs et l'ébauche phallique chez les Squamates. Chez la Couleuvre, cette dernière se constituerait aux dépens du matériel du membre postérieur.

Au fond, si des organes sont qualifiés de vestiges c'est parce qu'ils sont considérés comme des exceptions au principe d'utilité de tout élément dans l'économie générale de l'organisme. Au contraire, on pourrait d'abord se demander si toute forme est liée à une fonction, en particulier chez les Vertébrés actuels dont l'histoire est si longue et si compliquée. Il existe quelques exemples où la question ne peut être rigoureusement tranchée : présence ou absence du pouce chez des genres voisins de singes brachiateurs, platyrhiniens comme catarhiniens (Lessertisseur et Saban 1967), doigts latéraux des Ongulés (Frechkop 1955). Il apparaît donc que nous devons éliminer de ce concept de régression la notion de perte de fonction [1] qu'il renferme sur un plan sémantique car elle entraîne l'esprit, par le jeu d'associations à des conclusions erronées sur le statut systématique des espèces qui montrent certains traits justifiant l'utilisation d'un tel concept.

En effet, lorsque nous cherchons un déterminisme à ces traits, nous ne pouvons que le trouver soit dans l'existence d'une fonction ignorée, soit dans les jeux de l'hérédité, certains caractères fortement réduits dans des formes actuelles, pouvant réapparaître à l'occasion de variations individuelles [2]. Ces anomalies, rappelant une disposition ancestrale, teintent alors l'organisation d'archaïsme.

C'est ici que le raisonnement nous offre une autre occasion de nous tromper, en nous conduisant à considérer la présence constante d'un organe dit vestigial dans une espèce comme une preuve de l'ancienneté de cette forme par rapport à des formes voisines où ce même organe a disparu. Non seulement nous comparons alors des formes contemporaines en vue d'établir une hiérarchie phylogénétique, donc chronologique. Mais, considérant d'emblée l'organe vestigial comme non-adaptatif, nous opposons la notion de caractère primitif à valeur phylogénétique à celle de caractère adaptatif dépourvu de vertu dans une classification évolutive.

Ce problème constitue un cas particulier du conflit ancien et toujours aigu tendant à opposer le terme adaptatif au terme phylogénétique. Ce conflit, jadis restreint à l'Anatomie comparée, dont il constitue en quelque sorte le péché originel, a surgit successivement dans toutes les branches nouvelles des Sciences biologiques. Or, il est impossible de tracer une limite stricte entre les caractères adapta-

1. Claude Bernard écrit : « l'omoplate de l'Orvet et la mamelle chez les mâles sont des vestiges d'organes devenus sans fonctions » (Introduction à la Médecine expérimentale — 1866). En réalité, les glandes mammaires des mâles ne peuvent, pas plus que le sea pulo-coracoïde de l'Orvet, être isolées d'un complexe, dans cet exemple, originellement commun aux deux sexes dont les éléments évoluent au cours du développement par la modification de leurs rapports mutuels.

2. Krieg (1919) a montré que chez les Sauriens, les organes réduits montrent une très grande variabilité. Rappelons que, chez l'Homme, l'arc hyoïdien peut s'ossifier, des portions de doigts latéraux réapparaître chez le Cheval, etc...

Source : MNHN, Paris

tifs et les caractères phylogénétiques ; d'ailleurs le problème ainsi énoncé est fort mal posé. En réalité, de quoi s'agit-il sinon de faire le partage entre ce qui résulte d'un accord de l'organisme avec le milieu et la réalisation des potentialités du génotype. Nous trouvons d'un côté la poussée génétique, à la fois conservatrice et novatrice puisqu'elle tend à répéter les potentialités du patrimoine (ancienne loi de l'unité de type), et peut néanmoins brouiller les cartes par le jeu des mutations fortuites. De l'autre, une pression contingente issue des variations du milieu sous toutes ses formes (physico-chimiques comme biologiques) qui aboutit à une sévère sélection (les conditions d'existence au sens de Darwin et non de Cuvier) ; on peut considérer que l'organisme demeure passif, ou bien au contraire, comme le suggèrent les phénomènes d'immunité, qu'il est capable de répondre à ces incitations (Wintrebert, 1963). La forme résulte d'une dialectique entre ces termes contradictoires, et le succès de l'être viable constitue la preuve de leur résolution.

Il paraît donc bien difficile de classer un caractère dans l'ordre adaptatif ou atavique. Dès lors que l'être est viable, il n'est sans doute plus possible de démêler les contradictions. Toutefois, certaines réalisations formelles ont pu être interprétées comme résultant exclusivement ou en majeure partie de l'une ou l'autre des pressions, c'est le cas des hypertélies et des organes résiduels. Mais encore ne peut-on affirmer qu'il ne s'agisse pas de caractères génétiquement liés dans un complexe dont un des termes ou plusieurs termes nous échappent, parce qu'ils sont parfaitement intégrés. Les vestiges de ceinture pectorale chez l'Orvet ont-ils seulement une signification atavique lorsqu'on sait que l'ébauche appendiculaire est très tôt privée d'une partie du matériel myotomique incitant vraisemblablement son développement (Raynaud et Vasse 1968), et qui par ailleurs prolifère, augmentant ainsi la longueur du tronc ? De ces deux caractères liés, l'un est considéré comme phylogénétique (présence de vestiges appendiculaires), alors que l'autre paraît adaptatif (allongement du tronc en rapport avec la locomotion ondulante). De même, chez les Boïdés et les Dibamidés, peut-on considérer les vestiges appendiculaires pelviens seulement comme la marque d'un archaïsme, alors qu'ils interviennent dans une fonction parasexuelle (Gasc 1967, 1968) ?

On comprend alors aisément pourquoi les différents caractères ne peuvent avoir la même valeur systématique d'un groupe à un autre. Il y a même là une certaine évidence, puisque, si on distingue les êtres entre eux, c'est parce que la réalisation de leur forme (*s.l.*) s'est effectuée en empruntant des voies différentes, l'équilibre autour duquel se sont résolues les contradictions évoquées plus haut ne s'étant pas établies au même point.

Ce qui importe donc c'est de trouver l'ordre interne, « la rationalité » des liaisons existant au sein de l'organisme entre les parties qui le constituent. En ce sens Cuvier fut le véritable fondateur de l'Anatomie comparée en tant que Science, dès lors qu'il énonça le principe des corrélations. Il se dégageait alors radicalement des influences de l'école allemande pour qui l'ordre interne était plus idéal, voire mystique, que rationnel. L'étude des structures organiques, que Claude Bernard poursuivit sur un autre plan [1] permet d'établir une hiérarchie des caractères plus proche de la réalité, en mettant en évidence la façon dont les rapports de forme et de fonction entre les diverses parties de l'organisme assurent son économie générale.

Nous aurons plus loin l'occasion de citer plusieurs exemples d'interprétations erronées dans le domaine de la classification des Serpents. Les Amphisbéniens, parmi les Squamates serpentiformes, constituent un ensemble apparemment homogène, que l'on isole à présent des Sauriens en les élevant au rang d'infra-ordre. Les ceintures subsistent mais n'ont plus de rapport avec l'axe vertébral. Le degré de réduction de la ceinture pectorale varie, elle constitue encore chez les Trogonophiinés une large plaque ventrale (fig. 3), à laquelle correspond une disposition particulière des anneaux tégumentaires, l'ensemble formant une sorte de bouclier. On pourrait en déduire que ces formes sont plus primitives que celles où ne subsistent que des rudiments latéraux. Or il s'agit au contraire d'animaux utilisant

1. Tout en suivant la même voie, Claude Bernard dut d'abord dénoncer le dogmatisme de Cuvier dont le principe des corrélations, structuralisme poussé à l'extrême, interdisait toute connaissance du fonctionnement isolé d'un organe : « Toutes les parties d'un corps vivant sont liées ; elles ne peuvent agir qu'autant qu'elles agissent toutes ensemble : vouloir en séparer une de la masse, c'est la reporter dans l'ordre des substances mortes, c'est en changer entièrement l'essence ». Ce qui interdisait toute « Médecine expérimentale ». (Lettre à J. C. Mertrud) Introduction aux « Leçons d'Anatomie comparée ».

Source : MNHN, Paris

un mode plus spécialisé de forage, théoriquement le plus efficace puisqu'ils utilisent simultanément les muscles épaxiaux antimères pour relever leur museau en forme de pelle (Gans 1960, 1968). Le bouclier ventral intervient alors comme point de résistance contre le plancher du tunnel.

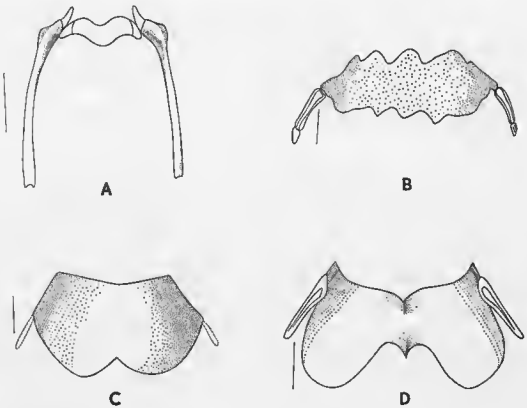

FIG. 3. — Différents degrés de développement de la ceinture pectorale chez les Amphisbéniens (Trogonophiinés) (d'après GANS).
A, *Trogonophis* ; B, *Diplometapon* ; C, *Pachycalamus* ; D, *Agamodon*.

Si nous avons évoqué plus haut le danger d'un Platonisme larvé, c'est qu'en fin de compte, la plupart des raisonnements que nous venons de développer se ramènent à la recherche d'un archétype, idée de Vertébré complet réunissant tous les attributs essentiels de l'Embranchement. Certaines applications de cet autre concept, apportées par les spéculations de la Philosophie de la Nature, ont bien résisté à l'épreuve du temps (complexe branchio-pharyngien par exemple) mais, dans de nombreux cas cette notion conduit aussi à des erreurs, tels l'extraordinaire extension du gril costal des Serpents vers l'arrière, ou leur type particulier de segmentation musculaire. Si on admet comme proche de la disposition archétypique une segmentation métamérique régulière, résultant du mode de segmentation du mésoderme dorsal chez les Vertébrés (cf. Gasc 1967), la disposition segmentaire de certaines formations tel le squelette et la musculature de l'axe vertical peut être considérée comme primitive. Chez les Squamates les deux premières côtes cervicales régressent au cours du développement, la seconde paire subsiste chez un Saurien serpentiforme très original, *Dibamus* (Gasc 1967 b) et quelques Hénophidiens (Hoffstetter et Gasc 1969), la troisième chez quelques Sauriens, un Amphisbénien (*Rhineura*), la majorité des Serpents, la quatrième chez la majorité des Sauriens, etc... Il ne paraît pas y avoir de liaison entre le type d'organisme et la longueur de la portion cervicale dépourvue de côtes, mais plutôt des variations systématiques. Par contre chez tous les Squamates serpentiformes les côtes se maintiennent jusqu'au cloaque. Il y a là manifestement une liaison entre cette disposition et ce type d'organisme qui, reposant entièrement sur le substrat, possède une paroi capable de résister à l'effondrement. On aurait tort, par conséquent, d'y voir un rappel de la disposition archétypique.

Source : MNHN, Paris

IV. — MÉTHODES TECHNIQUES

Dissection.

Nous avons décrit en détail (Gasc 1967 c) la méthode de dissection qui nous a paru la plus appropriée pour obtenir une vue claire de l'organisation musculaire et de l'innervation chez les Serpents. Aussi bien n'en reprendrons-nous ici que l'essentiel.

Pour ce qui concerne la musculature axiale, nous avons toujours procédé de la même façon : Tout d'abord le spécimen est soumis à un examen superficiel et à des mesures destinées à être utilisées ultérieurement dans les reconstructions.

Ensuite, nous dégageons progressivement un des faisceaux constitutifs de l'un des cordons musculaires, généralement celui du transversaire épineux, en nous aidant comme fil conducteur d'un tendon d'insertion.

Nous poursuivons la dissection de proche en proche en isolant les différents faisceaux par leurs tendons de passage ou leurs insertions communes.

Le principe de notre méthode est de dégager le motif musculaire élémentaire, et de le figurer sur un diagramme. Ce travail suppose, non seulement un contrôle bilatéral, mais des sondages en plusieurs points du tronc, en particulier en avant et en arrière du site cardiaque.

La recherche de l'innervation nécessite, d'une part le relevé du niveau d'entrée des nerfs dans les différents faisceaux, ceci pouvant s'effectuer au cours de la phase précédente ; d'autre part une vue générale de la distribution d'un seul nerf rachidien, imposant une dissection transversale qui détruit les rapports musculaires et ne peut donc être effectuée qu'à la fin de l'étude.

Nous avons effectué une synthèse graphique des données concernant l'organisation musculosquelettique et son innervation pour les trois grands types, Boïdé, Vipéridé, Colubridé. Toutefois, l'étude précise de l'innervation ne peut se faire que sur des animaux frais, légèrement formolés, ou bien sur des pièces conservées après une fixation convenable. Beaucoup de pièces n'ont pu être utilisées dans ce but parce que fixées trop tardivement, souvent après un début de putréfaction accélérée par des conditions climatiques.

Dans la mesure du possible, le squelette des animaux disséqués a été préparé pour contrôler la morphologie osseuse que nous avions au préalable observée sur un autre spécimen, et à l'aide de la radiographie.

Toutes les dissections ont été consignées par des dessins ; en outre des photographies ont été nécessaires pour montrer certaines portions caractéristiques de l'organisation musculaire.

Caractéristiques morphologiques.

Pour faciliter les comparaisons ostéologiques et normaliser un certain nombre de termes définissant des éléments de la structure vertébral, nous avons d'abord établi un protocole iconographique. Dans tous les cas où cela été possible (et en cela nous avons été surtout limité par la longueur de cette opération), nous avons réalisé des photographies des vertèbres leur orientation étant donnée par :

Un plan « horizontal » déterminé par les quatre points situés à l'extrémité latérale des facettes zygapophysaires (fig. 4) ; ce plan ainsi défini permet de placer la vertèbre selon trois orientations :

— Une vue latérale où il est représenté par une droite passant par l'extrémité de la prézygapophyse et l'extrémité de la post-zygapophyse du côté choisi, aucun point de l'autre côté ne devant être visible ;

— Des vues antérieure et postérieure où le plan de référence apparaît comme une droite passant par les quatre points cités plus haut, les homolatéraux coïncidant ;

— Enfin les vues dorsale et ventrale, où ce plan est parallèle au plan de la figure.

Pour comparer avec efficacité les diverses formes, nous avons choisi de figurer une même série de vertèbres : V_{10}, V_{40}, V_{70}, la dernière précloacale dont le numéro d'ordre est très variable suivant les formes, et Q_1. Il était matériellement impossible de représenter les cinq vues citées plus haut de chacune de ces vertèbres ; mais cela ne paraît pas absolument nécessaire, car les différentes vertèbres

Source : MNHN, Paris

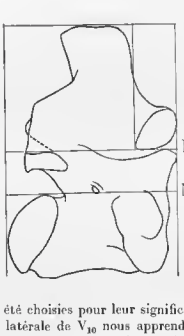

FIG. 4. — Vertèbre de Python. Vue latérale droite. Définition du plan de référence et des principaux points utilisés pour la description. P., plan de référence ; N., plancher neural.

ont été choisies pour leur signification particulière dans le cadre de la variation intra-columnaire. La vue latérale de V_{10} nous apprend tout ce qu'on veut savoir sur la portion immédiatement post-crânienne [1] ; V_{40} nous sert de modèle standard et nous en montrons les cinq faces. Il n'est pas certain que le choix de ce numéro d'ordre comme type soit judicieux. En effet, nous nous sommes aperçu au cours du travail que ce segment se situait souvent dans une zone charnière, au voisinage du site cardiaque, si bien que cette vertèbre est tantôt dans la portion précardiaque (Boïdés, Acrochordidés, Vipéridés), tantôt en pleine région cardiaque (certains Colubridés et Vipéridés), ou encore dans la portion post-cardiaque (certains Colubridés, Natricinés). Toutefois la comparaison avec la vue latérale de V_{70} permet de corriger l'approximation de notre choix initial, la morphologie vertébrale se modifiant insensiblement dans la région du tronc, puis brutalement dans la portion précédent le cloaque, c'est à la dernières vertèbre de cette portion que nous avons demandé la comparaison. Là encore la vue latérale est suffisante. Enfin, la vue antérieure de la première caudale apporte certains éléments d'information, en particulier par l'orientation des pleurapophyses, et la présence ou non d'éléments ventraux (hypapophyse ou hémapophyses) à ce niveau.

Les photographies ont servi de document pour faciliter le travail de dessin des pièces correspondantes.

La comparaison des pièces rigoureusement orientées peut alors se faire en distinguant les secteurs délimités par les éléments architecturaux de la vertèbre. La droite tangente au bord supérieur du condyle et parallèle au plan de référence représente approximativement l'intersection du plancher du canal médullaire avec le plan de la figure, donc la limite morphologique entre le centrum et les piliers de l'arc neural. La position du massif synapophysaire peut alors être précisée par rapport à ce plan.

Il s'agit en fait de fixer les coordonnées rectangulaires des diverses parties architecturales et de dégager plus aisément des caractéristiques résultant de la position relative et de la dimension de celles-ci.

De cette façon la comparaison morphologique n'est pas une simple comparaison de figures. En effet il nous est apparu que l'inconvénient majeure des descriptions morphologiques comparatives réside dans leur stérilité au delà du but immédiat qui est le plus souvent une diagnose : on recherche par exemple à déceler une différence de courbure de reliefs ou de longueur de muscles homologues chez deux espèces. Ces documents sont inexploitables parce qu'ils ne sont pas normalisés : seuls sont retenus les éléments de la figure [2] qui présentent un intérêt dans le travail de discrimination ; autre-

1. Sauf peut être l'orientation des facettes zygapophysaires et la forme du condyle. Mais comme nous l'avons signalé plus haut, le travail porte essentiellement sur la portion moyenne du tronc, et non sur la charnière cranio-vertébrale, impliquée dans d'autres fonctions que la fonction locomotrice.

2. Nous entendons par figure le champ sur lequel porte la comparaison, il peut s'agir de l'organisme entier, d'un appareil (musculo-squelettique par exemple), ici de la vertèbre.

Source : MNHN, Paris

ment dit on compare élément à élément, sans rechercher les rapports intrinsèques qui régissent l'arrangement de chaque figure.

Pour ce qui nous concerne nous avons choisi, au contraire, de normaliser la description, de telle sorte qu'elle se fonde essentiellement sur l'architecture, ici celle de l'ensemble vertébro-costal. La description morphologique est alors directement exploitable en tant que document de base pour l'interprétation fonctionnelle. Nous ne rencontrons pas les difficultés qui se posent dans la recherche d'un plan de référence au niveau du crâne, il n'y a pas de pluralité fonctionnelle, le plan choisi est celui dans lequel s'effectue le mouvement principal (flexion latérale), et enfin tous les points sont rigoureusement homologues.

Données quantitatives.

L'examen ostéologique comprend deux sortes de données quantitatives : des numérations et des mensurations.

Le compte des vertèbres s'effectue soit sur des squelettes préparés, soit sur des radiographies, à partir de l'atlas jusqu'à la première vertèbre cloacale (région où les côtes libres ou fixes sont bifurquées). Très souvent, dans le cas de squelettes préparés, il est impossible de savoir si la dernière côte libre était bifurquée ; mais étant donné les marges importantes de la variation, une erreur d'une unité ne porte pas à conséquence.

Sur un même tableau nous avons porté les principales dimensions retenues et les indices correspondants, les mesures étant effectuées de dizaine en dizaine. Seules les deux extrémités, c'est-à-dire les vertèbres 3, 4 et 5, ainsi que les cloacales, sont mesurées individuellement. Il ne nous est pas paru utile de présenter ces tableaux. Mais, par contre, il nous faut donner quelques précisions concernant la méthode de mesure et le choix des indices finalement retenus.

Pour mesurer la longueur du *centrum* [1], on peut envisager deux méthodes (voir Gasc, 1970 c) : soit en prenant la longueur hors-tout, entre le sommet du condyle et les rebords latéraux du cotyle, soit en prenant la longueur utile, du sommet du condyle au fond du cotyle. La première méthode comporte une erreur puisque la mesure contient en réalité deux fois la longueur d'un condyle ; en outre la morphologie du contrefort synapophysaire subit de grandes modifications au long de la colonne précloacale, et introduit une cause d'erreur variable. La seconde méthode nécessite un instrument de mesure à pointes courbes, à moins de procéder à la mesure de la distance entre deux points homologues de la vertèbre. Quoi qu'il en soit le résultat est identique pour l'étude de la variation intracolumnaire.

Les deux largeurs n'ont pas la même signification. La largeur antérieure (la), hors-tout, comprend nécessairement les deux processus prézygapophysaires lorsqu'ils sont développés. La largeur postérieure (lp) correspond exactement à la largeur zygapophysaire sauf dans quelques cas exceptionnels, telles les trente premières vertèbres de l'Anaconda (ou les vertèbres d'*Acrochordus*, en raison de reliefs supplémentaires). La différence la-lp, indique l'importance de l'extension du processus prézygapophysaire ; elle est lisible directement par l'écart qui sépare les deux courbes construites avec la et lp.

On peut comparer les dimensions d'animaux de taille très différente en utilisant le logarithme décimal des valeurs (Hoffstetter et Gayrard 1964) ; nous emploierons ce procédé pour les variations de la longueur des centra.

L'établissement d'indices, combinant plusieurs valeurs, donne parfois des résultats démonstratifs. La principale difficulté est ici l'absence de variable « stable ». Toutes les dimensions présentent une variation intracolumnaire. Toutefois nous avons déjà signalé, dans un mémoire d'introduction (1967 c, p. 105), l'intérêt des combinaisons entre largeur du toit et longueur du centrum ; ces indices ne signifient pas grand chose par eux-mêmes puisqu'ils représentent le rapport entre les deux dimensions en prenant la plus grande comme référence. Or cette référence, ramenée à 100, varie constamment. Les rapports ne sont donc plus comparables entre vertèbres éloignées. Mais il n'en reste pas moins vrai que pour chacune ce rapport traduit une proportion géométrique, et la courbe obtenue illustrera donc en fin de compte une transformation de cette proportion le long de la colonne vertébrale.

1. Les mesures en millimètres sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse muni d'un vernier au 1/10e.

Source : MNHN, Paris

Puisque notre but était de comparer aisément cette transformation intracolumnaire, nous avons utilisé dans certains cas les deux formules possibles de chacun de ces indices $\frac{(la \times 100}{L}$ ou $\frac{L \times 100)}{la}$ prenant comme base, soit le plus grand chiffre, soit le plus petit. Il est évident que la valeur comparative de ces courbes est strictement indicative et globale. Il s'agit de profils graphiques et non de courbes mathématiquement exploitables.

Nous ne publions ici que les données les plus démonstratives, soit sur le plan morphologique, soit sur le plan fonctionnel. Il s'agit du logarithme de la longueur L des centra, des indices $\frac{L \times 100}{la}$ et $\frac{L \times 100,}{lp}$ de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$ (développement du processus prézygapophysaire), et enfin, pour des raisons que nous expliquerons plus loin, du diagramme de dispersion obtenu avec le logarithme de la hauteur totale et la valeur de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$ pour la vertèbre présentant la plus grande largeur.

Nous avons rarement pris en considération les dimensions verticales dans l'étude de la variation intracolumnaire, parce qu'elles ne nous ont pas paru apporter des éclaircissements supérieurs aux données précédentes.

Centres de gravité.

Si on considère l'ensemble de la colonne vertébrale comme une poutre, il est utile de connaître d'une part le centre de gravité dynamique de cette poutre, d'autre part le centre de gravité d'un segment de cette poutre, c'est-à-dire d'une vertèbre, puisque théoriquement la fibre neutre coïncide avec la ligne passant par les centres de gravité de toutes les vertèbres. Le premier est calculé d'après le théorème des moments, c'est-à-dire en multipliant le poids (p) de chaque vertèbre par la distance (l) de celle-ci à l'extrémité libre (l'atlas), et en calculant le rapport de ce produit au poids total de la colonne $\frac{p \times l}{P}$

Le centre de gravité se trouve théoriquement au niveau du segment pour lequel $\frac{p \times l}{P} = 0$

Le second s'évalue très simplement en suspendant la vertèbre par deux points éloignés, l'angle postérieur de la neurépine, et l'extrémité de l'hypapophyse. La vertèbre est photographiée dans ces deux positions, et sur un calque il est facile de situer le centre de gravité à l'intersection des deux droites matérialisées par le fil de suspension (voir fig. 38).

Analyse et mesure des mouvements vertébraux possibles.

L'interprétation fonctionnelle de la musculature axiale nécessite d'abord une bonne connaissance des mouvements réels au niveau du support squelettique. L'examen radiographique de cadavres, auquel nous avons procédé chaque fois que nous avons pu disposer d'exemplaires frais, ne peut que donner une approximation pour deux raisons.

1. l'image des vertèbres est difficilement interprétable à cause des superpositions, et surtout parce que leur orientation ne peut être strictement contrôlée.

2. les tissus mous du cadavre (tégument, muscles, tendons, capsules articulaires) offrent une résistance élastique et déterminent, en raison même de la structure de l'organisme serpentiforme en gaines concentriques, des mouvements articulaires composites (la flexion latérale est perturbée par la compression du gril costal du côté concave et communique à l'axe vertébral un mouvement de flexion dorsale et de torsion, etc...). Il est donc préférable d'étudier d'abord les mouvements permis sur un couple de vertèbres isolées et complètement préparées à l'état d'os sec.

Pour ne pas outre passer les limites permises normalement par les capsules articulaires, ce qui aboutirait à des déhiscences, nous avons contrôlé sur une portion de colonne vertébrale disséquée.

Source : MNHN, Paris

Cet examen n'a porté de façon complète que sur de gros Boïdés, car la taille de leurs vertèbres permet d'obtenir, non seulement de bonnes photographies des différentes positions extrêmes des mouvements, mais des radiographies, c'est-à-dire des projections fidèles sur des plans de référence de la pièce mobilisée, dont l'architecture devient visible. En outre, pour débrouiller plus aisément les superpositions, nous avons enduit les facettes articulaires intéressantes de peinture au plomb.

Là encore, nous avons utilisé la grande définition du film métallographique, permettant d'obtenir des tirages positifs agrandis. C'est à partir de calques de ces tirages qu'ont été recherchés le centre des mouvements et les amplitudes permises.

Dans un second temps nous avons recherché l'amplitude maximum d'une portion de colonne vertébrale au cours des différents types de mouvements révélés possibles entre deux vertèbres. Nous avons choisi cette portion dans la région post-cardiaque d'un Python, approximativement vers le milieu du corps ; c'est en effet ce niveau qui est le plus sollicité au cours de la locomotion, soit pour l'exercice de forces sur le substrat, soit en tant que point d'appui pour la portion antérieure du corps au cours de la prospection du milieu. Par ailleurs, malgré les différences morphologiques notables entre les vertèbres antérieures et les vertèbres moyennes du tronc — en particulier la prédominance des dimensions dorso-ventrales sur les dimensions transversales, même dans les formes où les hypapophyses subsistent tout au long du tronc — les mouvements ne sont pas différents, ni en nature, ni en amplitude, entre deux vertèbres. C'est la brièveté des centra dans la portion antérieure qui modifie apparemment l'amplitude du mouvement global.

Pour mesurer l'amplitude on a fixé sur une planchette un segment de colonne appliqué contre une réglette pour le maintenir en rectitude. La partie antérieure du fragment de colonne est ensuite courbée jusqu'au maximum de liberté permise entre chaque vertèbre, telle qu'elle a été définie précédemment dans l'étude des mouvements articulaires simples. Après avoir photographié les positions extrêmes, on en effectue des calques que l'on superpose. Ce protocole peut être critiqué en raison du fait que toutes ces mesures n'intéressent que l'axe vertébral sec, débarrassé de toute le dispositif fibro-élastique et musculaire qui normalement devrait limiter la course des pièces osseuses. Toutefois, indépendamment du contrôle que nous avons effectué par la dissection, il nous est apparu indispensable de raisonner sur les positions extrêmes des pièces osseuses, même si elles ne sont pas atteintes dans les conditions physiologiques. En effet si ces positions ne sont pas atteintes c'est précisément parce qu'une certaine quantité d'énergie est dépensée par les dispositifs cartilagineux, fibro-élastique et musculaire ; donc en fin de compte même si l'amplitude du mouvement réel est inférieure à l'enveloppe décrite à partir du squelette seul, le travail produit au cours de ce mouvement est fonction de cette enveloppe.

Étude cinématique de l'ensemble du corps.

L'étude des mouvements comporte deux aspects : mouvements artificiels provoqués sur le cadavre, mouvements réels de l'animal vivant. Les mouvements articulaires peuvent être examinés par la manipulation de pièces squelettiques et de cadavres, mais l'œil ni la main ne sont capables d'enregistrer durablement et ainsi de permettre l'analyse et la réflexion. C'est une constatation qui avait conduit Marey (1894) à tant rechercher des dispositifs d'enregistrements graphiques, qui devaient, disait-il, établir ce langage universel dont a besoin la Science pour transcrire et communiquer les phénomènes naturels.

Nous avons utilisé abondamment la photographie, la cinématographie, mais aussi la radiographie, et, combinaison de ces dernières techniques, la cinéfluorographie. Le matériel animal a consisté tant en pièces inertes qu'en exemplaires vivants ; alors que les premières proviennent essentiellement des collections du Laboratoire d'Anatomie Comparée, mais aussi du Laboratoire d'Herpétologie, et des Ménageries, les seconds ont été soit empruntés au Vivarium du Jardin des Plantes, soit rapportés de missions par nous-mêmes, par des collègues bienveillants ou par des collaborateurs bénévoles, ou bien encore achetés.

La photographie permet de procéder à des mesures précises, surtout si on la confronte à des clichés téléradiographiques qui constituent à la fois des projections fidèles sur un plan choisi et des coupes.

Source : MNHN, Paris

Pour la cinématographie nous avons utilisé un matériel léger d'un format de 16 mm, donnant dans des conditions relativement simples des images dont on peut extraire des séquences par contretypage photographique. On a pu ensuite faire la synthèse des conditions du mouvement au cours du temps par les procédés classiques depuis Marey. La cadence maximum utilisée n'a pas dépassé 64 images par seconde, ce qui est suffisant pour décomposer les mouvements locomoteurs des Serpents. La plupart de nos documents sont en noir et blanc, mais il est évident que les formes sont plus aisément analysées par l'œil lorsque la prise de vue est effectuée sur une pellicule en couleurs.

Les animaux ont été placés soit dans des conditions expérimentales identiques (papier Canson noir, quadrillé pour faciliter l'analyse, toile de jute ou carrelage), soit dans des conditions proches de leur habitat (arbuste, bassin, terreau). Pour les animaux souterrains on a utilisé le procédé bien connu du récipient vitré, le plus étroit possible pour limiter les possibilités de disparition complète de l'animal. L'obstacle principal a été dans ce dernier cas l'éclairage indispensable, que ces animaux ont tendance à fuir ; sans doute est-il préférable de réaliser ces enregistrements en lumière infrarouge.

La plupart du temps nous avons utilisé des focales relativement longues (75 mm) et des bagues-allonges, pour obtenir des gros plans, tout en maintenant une distance entre l'animal et nous compatible à la fois avec la tranquillité du sujet, et, parfois, la sécurité de l'observateur.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Au cours de cette partie nous envisagerons séparément l'ostéologie et la myologie des trois groupes systématiques majeurs, Hénophidiens, Cénophidiens et Scolécophidiens, en essayant de dégager pour chacun les traits généraux comme les principales variations caractéristiques.

I. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DES VERTÈBRES ET DES CÔTES

1) *HENOPHIDIENS* (= Boïdes)

Il n'est pas aisé de mettre en évidence les détails morphologiques qui, des formes arboricoles comme *Chondropython* aux formes souterraines comme *Eryx*, ou aquatiques comme *Acrochordus*, seraient susceptibles de définir un style vertébral propre à l'ensemble des Hénophidiens. Cependant un tel style existe de façon évidente pour un grand nombre de genres. La difficulté, là encore, s'élève dès que nous nous écartons du groupe central pour examiner les cas marginaux sans qu'il soit possible de faire la part des résonances phylogénétiques et des modifications se rapportant à certains modes de vie. Johnson (1954), dans une étude radiographique, avait cru pouvoir rendre objectif les caractéristiques des grandes divisions taxinomiques, en dégageant quelques dimensions et rapports indépendants des variations intracolumnaires. Le résultat en est assez décevant puisqu'il ne fait que confirmer sur un plan général ce que l'œil nous apprenait déjà. Par exemple la ressemblance grossière des vertèbres des Boïdés avec celles des Vipéridés. La faiblesse de ce genre de travail purement métrique réside dans la mise à l'écart de caractères non directement quantifiables. Ainsi, la présence de longs processus paraphysaires suffit à distinguer les Vipéridés des Boïdés à partir d'une vertèbre quelconque.

Aussi bien nous paraît-il plus explicite de tracer d'abord les grandes lignes de la morphologie vertébrale d'un type central, un Boïdé « banal », et de signaler les variantes principales, pour cerner ensuite les limites au delà desquelles la conservation d'un même statut systématique deviendrait problématique.

Caractéristiques générales de la vertèbre et de la côte de Python.

La vertèbre.

La vertèbre de *Python* est classiquement utilisée pour définir les différents traits propres à l'ostéologie de l'axe squelettique des Serpents. (fig. 4). Nous ne reviendrons pas ici sur les données ontogénétiques et phylogénétiques développées ailleurs (Gasc 1967, Hoffstetter et Gasc 1969). Retenons simplement que l'aspect général de la vertèbre des Boïdés (fig. 9) est massif, les dimensions transversale (largeur) et dorso-ventrale (hauteur) l'emportant nettement sur la longueur. Dans la portion du tronc où les hypapophyses sont réduites à l'état de carènes hémales, la hauteur est peu différente de la lar-

Source : MNHN, Paris

geur maximum. Enfin la crête unissant latéralement la prézygapophyse à la post-zygapophyse (*margo lateralis*) fait fortement saillie, de telle sorte qu'en vue dorsale la vertèbre ne montre pas d'étranglement transversal notable en son milieu.

Le centrum, d'aspect robuste, possède des contreforts latéraux antéro-postérieurs (*margines inferiores*) appuyés vers l'avant sur la partie ventrale (parapophysaire) du massif synapophysaire. Ces contreforts forment chacun un relief mousse qui laisse de chaque côté de la ligne médio-ventrale une dépression peu prononcée. Le condyle appartient à une portion de sphère, dans la région moyenne du tronc son diamètre est égal à la dimension verticale du bloc synapophysaire. Ce dernier s'étend sur toute la hauteur du *centrum*, sauf dans la portion antérieure de la région précardiaque, où il est plus ventral ; il n'y a pas de processus prolongeant ventralement la parapophyse ; la constriction précondylaire est nettement indiquée.

L'arc neural repose sur les contreforts latéraux verticaux du *centrum* (massifs prézygapophysosynapophysaires), le mur des piliers est remarquablement épais. Le massif zygosphénien se situe assez haut, de telle sorte qu'en vue latérale la facette zygosphénienne apparaît au dessus du plan de référence (fig. 4). La pente du toit est assez forte, sa surface même chez les individus de grande taille est peu accidentée, le relief le plus notable étant une crête prolongeant vers le haut, sur le flanc de la neurépine, son bord postérieur. Toutefois certaines espèces (en particulier *P. argus*) montrent une rupture assez nette dans la pente du toit au niveau du sommet de la facette zygantrale. La base de la neurépine n'occupe pas toute la longueur du toit, elle se limite à sa région moyenne. En vue latérale, la neurépine, plus large à son sommet qu'à sa base, présente un bord antérieur proche de la verticale, tandis que le postérieur s'incline fortement. Le sommet est rectiligne et parallèle au plan de référence. Les facettes prézygapophysaires sont faiblement inclinées par rapport au plan de référence (environ 7°). L'examen attentif de ces surfaces, sur des radiographies effectuées avec une orientation identique à celle choisie pour la photographie (fig. 5), révèle leur nature convexe, et non plane. Cette convexité coïncide avec une courbe régulière, un arc de cercle, admettant un centre différent dans l'une et l'autre des orientations latérale et transversale, de telle sorte qu'on peut assimiler la surface de glissement des prézygapophyses à une portion d'ellipsoïde. Nous reviendrons plus loin sur l'interprétation mécanique de cette morphologie particulière. L'angle formé par la facette zygosphénienne et la facette prézygapophysaire homolatérale (ou plutôt la sécante de l'arc) est de 45° environ.

Les foramens. De nombreux foramens perforent la vertèbre des Serpents. Leur position a été systématisée par Auffenberg (1963), Hoffstetter et Gayrard (1964), Thireau (1967). Nous suivrons la nomenclature adoptée dans Hoffstetter et Gasc (1969). Le Python possède un foramen latéral à la base de chaque pilier de l'arc neural, c'est-à-dire juste au-dessus du plan du plancher neural (fig. 4). Cet emplacement, à peu près constant chez les Serpents, pourrait indiquer la trace de la limite embryonnaire entre le *centrum* et les piliers arcuaux. Ce foramen conduit à une cavité creusée dans le pilier, celle-ci n'étant d'ailleurs qu'un évidement local du tissu spongieux toujours important dans la vertèbre ophidienne (voir Gasc 1967 c, planches I et II et fig. 10). Ce foramen est présent chez tous les Serpents à l'exception de *Acrochordus*. Chaque face postérieur de la dépression zygantrale montre un foramen zygantral assez grand relié au système trabéculaire situé à la base de la neurépine, et qui ne communique pas avec le système des piliers.

Sur la face ventrale du *centrum*, dans les dépressions qui, de chaque côté, séparent l'éminence médiane des *margines inferiores*, et à peu près sur le même plan transversal que les foramens latéraux, s'ouvrent les foramens subcentraux. Enfin, entre ces derniers, et sur la ligne médiane, s'ouvre parfois un foramen médian (*P. sebae*) de diamètre variable, mais souvent considérable. Ces foramens conduisent également au système trabéculaire du *centrum*, occupé généralement en son milieu par une cavité qui communique dorsalement avec le canal médullaire par un large orifice, souvent dédoublé (voir Gasc 1967 c, fig. 10, Hoffatetter et Gasc 1969, fig. 70).

La côte et l'articulation vertébro-costale.

Les côtes sont particulièrement robustes dans le genre *Python*, et celles des individus de grande taille (en particulier dans l'espèce géante *P. reticulatus*) pourrait soutenir la comparaison avec celles

Source : MNHN, Paris

des Mammifères de taille moyenne. En forme de lame dans leur moitié proximale, elles acquièrent distalement une section circulaire et se terminent par un pilon. La « tête costale » montre médialement deux régions articulaires distinctes : d'une part, dans l'axe de la côte une vaste dépression s'applique sur la synapophyse vertébrale dont la surface peut être assimilée à une portion de cylindre coupé tangentiellement ayant son axe oblique de haut en bas et d'arrière en avant ; d'autre part, terminant un contrefort antéro-ventral, une facette tuberculaire qui s'articule sur la parapophyse vertébrale, concave dorso-ventralement et convexe antéro-postérieurement (ébauche d'une trochlée). Toutefois, l'articulation vertébro-costale ne présente pas de hiatus entre les deux facettes articulaires (comparer à *Coluber*, dans Gasc 1967 c, fig. 33). Enfin un processus tuberculiforme à peu près aussi haut que long (dans le sens proximo-distal) s'élève dès le bord de la facette capitulaire en direction postéro-dorsale. L'obliquité de l'articulation est telle que les faces planes de la portion proximale de la côte se trouvent situées presque dans un plan transversal (ce qui est l'inverse de la disposition généralement rencontrée chez les Mammifères). Plusieurs foramens s'ouvrent au voisinage de la région articulaire. Ils sont le plus souvent situés à une faible distance de la base du processus tuberculiforme, sur la face antéro-dorsale du contrefort tuberculaire, non loin de l'attache de la capsule articulaire (fossette ligamentaire). Dans un plan transversal le corps de la côte montre une courbe régulière, plus prononcée proximalement que distalement, c'est-à-dire plus assimilable à une fraction de spirale qu'à une fraction de cercle. En vue latérale et en position anatomique la côte trace une courbe sinusoïde à peine perceptible, proximalement concave par sa face ventro-craniale, distalement concave par sa face dorso-caudale. L'axe de la charnière costo-vertébrale formant un angle d'environ 60° avec la direction du corps de la côte, et l'axe de la synapophyse un angle d'environ 10° avec la verticale, le corps de la côte se trouve rejeté obliquement vers l'arrière avec un angle moyen de 40 à 50°. C'est pourquoi les segments tegumentaires paraissent décalés vers l'arrière par rapport aux segments vertébraux (cf. Gasc 1967 c, p. 104).

Morphologie régionale de l'axe vertébral de Python.

La région précloacale comprend plus de 250 vertèbres chez les Pythons (287 sur un exemplaire de *P. sebae*, 269 sur un *P. argus*) et peut, semble-t-il, dépasser 300 chez certains individus. Les variations individuelles tendent évidemment à augmenter avec le nombre total de segments, et ces chiffres sont donnés à titre d'ordre de grandeur. Il n'existe pas, d'ailleurs, à notre connaissance, de travail biométrique consacré à l'étude de ces simples variations numériques et de leurs corrélations éventuelles, ce qui vient d'être entrepris par Thireau (1967 a) sur quelques Vipéridés.

La subdivision sub-régionale, telle que nous l'avons définie [1] dans notre mémoire d'introduction (1967 c), s'établit ainsi :

— un complexe atlas-axis typique, c'est-à-dire un atlas formé d'un arc neural et d'une pièce hypocentrale, un axis comprenant le deuxième centrum à l'extrémité antérieure duquel est venu s'accoler le centrum de l'atlas (apophyse odontoïde), le deuxième arc neural, et enfin, selon le type B du schéma que nous avons proposé (Gasc 1961, précisé dans Hoffstetter et Gasc 1969), les pièces hypocentrales n° 2 et 3.

— une sous-région précardiaque, où les vertèbres s'accroissent régulièrement en dimension (fig. 5) et possèdent toutes une hypapophyse nettement développée sous le condyle. La base du cœur est située chez les Pythons, au voisinage de la 70e vertèbre, ce qui paraît très antérieur quand on considère la longueur du corps, mais nous verrons plus loin que ce chiffre est probablement indépendant de la longueur totale à l'intérieur de la famille. Par rapport aux caractéristiques générales décrites plus haut, cette sous-région se singularise par l'accentuation des dimensions et des reliefs dorso-ventraux : la neurépine est très haute, étroite dans le sens antéro-postérieur, particulièrement à sa base, ce qui lui confère un profil en forme de palette ; l'arc neural et le centrum sont étroits, la pente du toit forte, les ailes zygapophysaires s'étendant peu latéralement ; le processus pré-zygapophysaire est imperceptible ; le massif synapophysaire se décale ventralement par rapport à l'axe condylo-cotylien.

1. La discussion relative aux choix des critères de sous-régionalisation a été développée dans Gasc 1966, 1967 b, 1967 d, 1968.

Source : MNHN, Paris

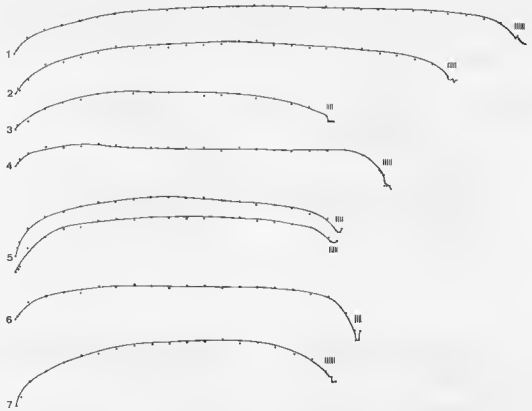

FIG. 5. — Courbes de variations de la longueur des centra vertébraux chez quelques Hénophidiens, entre V_2 et les cloacales (indiquées par les traits verticaux) 1, *Python* ; 2, *Eunectes* ; 3, *Eryx* ; 4, *Anilius* ; 5, 2 spécimens de *Xenopeltis* ; 6, *Cylindrophis* ; 7, *Acrochordus*.

— une sous-région post-cardiaque, caractérisée par une tendance à la diminution, au moins relative, des dimensions dorso-ventrales : par disparition de l'hypapophyse, décroissance de la neurépine, affaissement du toit, projection latérale des ailes zygapophysaires (présence d'un petit processus pré-zygapophysaire) et déplacement du massif synapophysaire en direction dorsale. Ce sont les vertèbres de cette sous-région qui offrent le plus nettement l'aspect robuste typiquement décrit chez les Boïdés. En effet, l'accroissement des dimensions transversales (largeurs antérieure et postérieure) et longitudinale, très brutal dans la sous-région précédente, est à présent stabilisé, alors que les dimensions dorso-ventrale diminuent progressivement. Vers l'arrière, on observe simplement une décroissance lente de la taille générale des vertèbres ; par contre pour les quelques dernières la chute est brusque (voir la longueur du *centrum* en particulier).

La région cloacale débute avec une vertèbre qui porte une côte libre bifurquée ; elle comprend cinq vertèbres et se définit par rapport à la présence des cœurs lymphatiques postérieurs.

Malgré la présence dans cette zone de vestiges de membres pelviens, ni l'axe vertébral, ni les côtes, ne montrent chez les Pythons une morphologie pouvant se rapporter à la disposition propre aux Squamates quadrupèdes (cf. Gasc 1965-1966).

L'examen des courbes obtenues à partir des mesures définies en 1967 c (p. 105), permet de préciser quelques-unes des caractéristiques de la variation intracolumnaire chez le Python. Le maximum de longueur du centrum est atteint dans le secteur de $V_{130\text{-}140}$, il n'y a pas de plateau net, mais une variation lente en tous points. Les deux dimensions transversales mesurées, largeur antérieure, y compris les processus pré-zygapophysaires, et largeur postérieure, atteignant leur valeur maximum vers le début de la portion post-cardiaque, entre V_{100} et V_{110}. On peut remarquer de plus que l'écart

Source : MNHN, Paris

est faible entre les deux courbes, ce qui met en évidence le peu d'importance du processus pré-zygapophysaire. Cet écart prend sa plus grande valeur dans la portion post-cardiaque (exactement entre V_{80} et V_{270}, avec une pointe entre V_{100} et V_{180}). L'indice établi entre ces dimensions peut être calculé de deux façons (voir p. 27). Comme la longueur constitue toujours la plus petite valeur il serait souhaitable de n'utiliser que la première (rapports $\frac{L \times 100}{la}$ et $\frac{L \times 100)}{Lp}$; toutefois l'autre possibilité, bien que mathématiquement moins rigoureuse peut paraître plus démonstrative, en particulier, par l'exagération des accidents qu'elle révèle, dans la mise en évidence des sous-régions. Chez *Python*, ces courbes (fig. 6) définissent une charnière située vers V_{80}, c'est-à-dire, immédiatement en arrière du cœur.

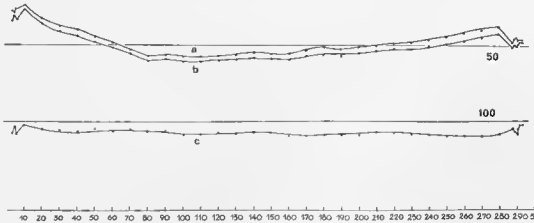

FIG. 6. — *Python sebae.*

a, courbe de variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, courbe de variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, courbe de variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

COMPARAISONS ENTRE LES FAMILLES D'HÉNOPHIDIENS.

Boïdés.

La division de cette famille centrale en plusieurs sous-familles (3 ou 6 selon les auteurs) n'est pas fondée sur les caractères vertébraux ; tout au plus viennent-ils confirmer dans certains cas l'originalité d'un sous-ensemble, par exemple la persistance des hypapophyses tout le long du tronc chez les Bolyerinés (Hoffstetter 1960), mais aucun n'a pu être placé au premier plan. Underwood (1967) qui souligne la division principale entre Pythoninés et Boïnés, voit dans la tendance au maintien des hypapophyses postérieures chez les derniers un critère de différenciation. Mais il faut rappeler que cet auteur incorpore à la sous-famille des Boïnés, sous le rang de tribus, des formes élevées généralement au rang de sous-familles, et en particulier celles dont un des traits est la possession d'hypapophyses postérieures. Nous conserverons ici la division en six sous-familles distinctes, car il nous paraît trop audacieux, dans l'état actuel du problème, de réunir par des liens plus étroits, dans une même sous-famille, des formes aussi diversifiées sur le plan géographique comme écologique. Nous adhérons en cela pleinement aux arguments développés par Hoffstetter (1968, p. 207 et 208).

Par rapport au Python, pris arbitrairement comme type moyen, les différences morphologiques sont bien moins importantes qu'on pourrait le croire. Elles se réduisent à deux tendances divergentes :

Source : MNHN, Paris

accroissement ou réduction des dimensions dorso-ventrales. Le quadrillage des vertèbres à partir de points homologues montre clairement l'importance de l'arc neural chez les Boinés et les Pythoninés, même chez *Calabaria*. On peut même situer les deux extrêmes entre lesquels se placent les représentants

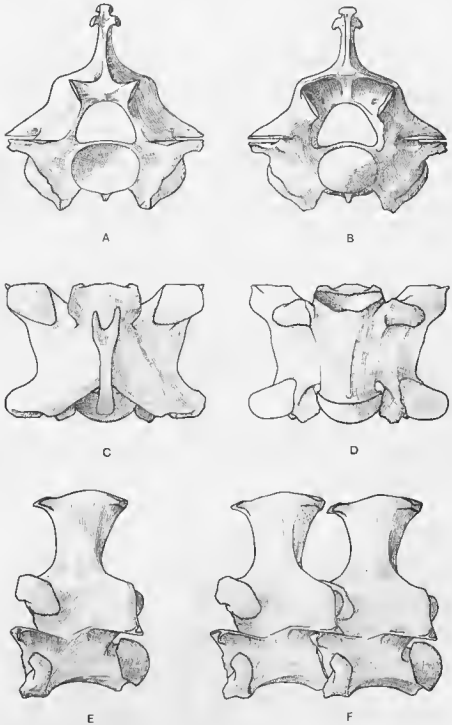

FIG. 7. — *Chondropython viridis*. Morphologie vertébrale, région post-cardiaque.
A, face craniale ; B, face caudale ; C, face dorsale ; D, face ventrale ; E, face latérale gauche ; F, face latérale de deux vertèbres en articulation.

Source : MNHN, Paris

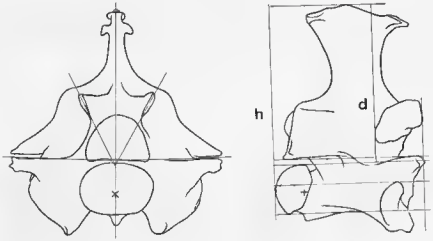

FIG. 8. — *Chondropython viridis*. Morphologie vertébrale. $\frac{d \times 100}{h} = 76$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 60°, des facettes zygapophysaires : 2°.

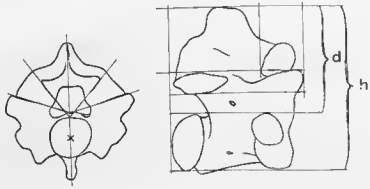

FIG. 9 — *Eryx johni*. Morphologie vertébrale. (V_{40}, V_{76}) $\frac{d \times 100}{h} = 65$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 49°, des facettes zygapophyssires : 25°.

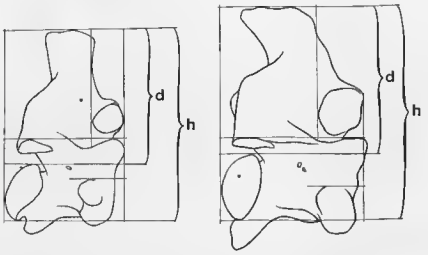

FIG. 10. — Profil de vertèbres post-cardiaques de *P. sebae* et *P. reticulatus*. $\frac{d \times 100}{h} = 70$.

Source : MNHN, Paris

de ces deux sous-familles. *Chondropython* (fig. 8), où la portion dorsale (au dessus du plancher neural) représente 76 % de la hauteur vertébrale, le toit neural (au-dessus du plan de référence) 73 % de la hauteur, et *Calabaria* où la portion dorsale représente 70 % et le toit neural 50 % de la hauteur. Les Eryeinés se placent en deçà de ces limites, puisque la portion dorsale représente 65 % et l'arc neural 41 % de la hauteur (fig. 9, 11). Malheureusement nous n'avons aucune donnée précise concernant les Bolyerinés et Loxocéminés.

On peut toutefois discuter de l'objectivité de ces mesures. En effet le plan de référence tel que nous l'avons défini (passant par les points latéraux des facettes zygapophysaires) est indispensable pour définir le plan de référence à partir duquel nous orientons les divers éléments structuraux de la vertèbre, mais il ne peut servir d'axe de coordonnées, car l'inclinaison des facettes étant variable il est reporté plus ou moins haut (chez *Eryx* les facettes sont plus relevées que chez les Boïnés). En ce sens, le plancher neural, lui-même élément structural parallèle au plan de référence, est plus apte à servir de niveau de référence, définissant sur l'axe vertical un point d'ordonnée 0. Mais alors un autre élément d'erreur pourrait intervenir, car la portion dorsale de la vertèbre ainsi définie comprend à la fois les piliers et le toit de l'arc neural ; or la hauteur des piliers varie en fonction du diamètre de l'espace médullaire, dont la valeur relative pourrait être liée à la taille de l'animal (faible diamètre relatif chez les gros spécimens). En réalité, quand on compare la vertèbre du même rang chez des formes voisines, mais de taille différente (y compris le diamètre médullaire), telles que *Boa constrictor* (Boinés), *Python sebae* et *Python reticulatus* (Pythoninés) (fig. 10), on trouve des valeurs très voisines pour l'indice l = hauteur de la portion dorsale / hauteur totale (hypapophyse exclue), respectivement 71, 70, et 70 pour V_{70}. Les mêmes valeurs se retrouvent chez *Sanzinia madagascariensis* (70) comme *Epicrates cenchris* (71). Le calcul de cet indice consiste à évaluer l'importance du levier dorsal. La faible différence qu'on observe entre les Boïnés — Pythoninés (l = 70-71) et les Eryeinés (l = 65) peut alors étonner, puisque ces derniers sont réputés, en vertu de leur mœurs à tendance souterraine, montrer un affaissement du toit neural et une réduction de la neurépine. Pourtant, quand on trace une vue transversale le cercle de centre condylien passant par l'extrémité latérale des zygapophyses, on se rend compte que seule la neurépine est un peu réduite chez *Eryx* et qu'elle n'en reste pas moins un levier supérieur en longueur aux leviers latéraux. Nous verrons qu'il en est tout autrement pour les formes résolument fouisseuses et dans les familles satellites.

La neurépine montre parfois des expansions paires (Holman 1966), qui correspondent comme nous le verrons à des sites d'insertions tendineuses. Leur développement présente des variations individuelles et ne peut avoir de signification systématique, à l'exception de *Chondropython* où ces expansions prennent une dimension considérable, sont constantes et interviennent en tant que guide de mouvement.

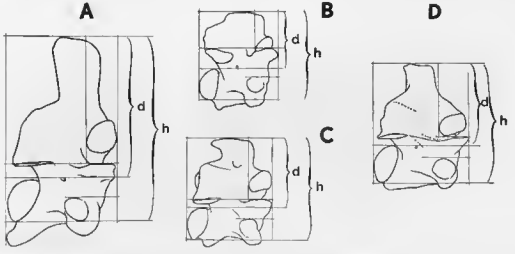

FIG. 11. — Comparaison en vue latérale des vertèbres (V_{70}) de quelques Boïdés.
A *Boa constrictor* ; B *Eryx conicus* ; C *Python argus* ; D *Sanzinia madagascariensis*.

Source : MNHN, Paris

L'accroissement des dimensions verticales en direction ventrale se présente soit au niveau de la sous-famille (Bolyerinés), soit au niveau du genre (*Candoia*, et dans une moindre mesure *Epicrates*). Dans ce cas la persistance de l'hypapophyse au delà de la portion post-cardiaque crée un bras de levier ventral. Hoffstetter (1960) a démontré clairement l'importance d'une méthode de mesure pour l'appréciation correcte du développement de l'hypapophyse. Chez les Boïdés, à l'exception des formes citées ci-dessus, les courbes obtenues montrent une chute brutale vers la 70e vertèbre (site cardiaque) et une portion négative, c'est-à-dire correspondant à des vertèbres où le bord condylien fait saillie ventralement par rapport au *centrum*, dans une région postérieure à la 100e vertèbre. Dans tous les cas réapparaît au moins un faible relief un peu en avant de la région cloacale ; au niveau de cette dernière l'hypapophyse est remplacée par les hémapophyses. On peut noter toutefois que chez *Candoia*, où les hypapophyses persistent tout le long du tronc, la face ventrale du *centrum* est au contraire parfaitement plane dans la région cloacale, et les hémapophyses sont petites. Chez *Epicrates*, *Calabaria*, elles n'apparaissent pas (fig. 14).

L'orientation des facettes articulaires nous conduit aux mêmes distinctions. Les facettes zygapophysaires sont sub-horizontales (+ 2°) chez *Epicrates*, *Candoia* (Boïnés), *Chondropython* (Pythoninés), modérément inclinées (8-12°) chez *Python* et *Boa*, assez relevées (25°) chez Erycinés. Les facettes zygosphéniennes sont par contre orientées selon un angle à peu près identique, le minimum (49°) étant trouvé chez les Erycinés, et le maximum chez *Python*, *Chondropython* et *Boa* (60°).

Le bloc synapophysaire est situé sensiblement au même niveau, la parapophyse ne dépassant pratiquement pas vers le bas le niveau ventral du *centrum*, sauf chez *Candoia* et *Chondropython* (et dans une moindre mesure *Epicrates*) où l'axe de la charnière synapophysaire est moins inclinée sur l'horizontale (facettes davantage tournées vers le bas).

La côte elle-même ne présente pas de divergence fondamentale par rapport à celle du python. Le processus tuberculiforme n'est jamais très prononcé (il est même à peu près absent chez *Calabaria*), les facettes articulaires sont en continuité et la courbure transversale du corps de la côte est peu accentuée, identique chez *Python* et *Chondropython*, malgré la différence de forme de la section du corps ; cette contradiction apparente s'explique par l'étroitesse des écailles ventrales chez le genre de Nouvelle Guinée. La courbure sinusoïde du profil costal est imperceptible (sauf chez *Eryx*).

Les Familles « satellites ».

Chacune des familles gravitant autour des Boïdés, pris comme type d'Hénophidiens (= Booïdes), peut être caractérisée par certains traits de la morphologie vertébrale (Hoffstetter 1939 a, Hoffstetter

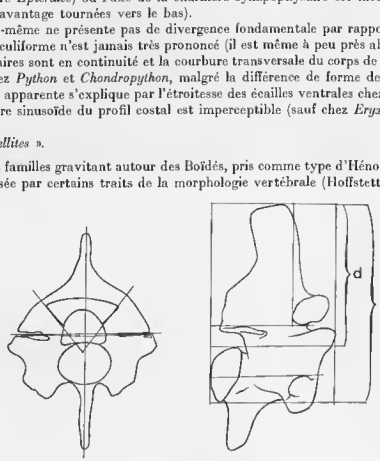

FIG. 12. — *Epicrates cenchris*. Morphologie vertébrale. $\frac{d \times 100}{h} = 71$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 52°, des facettes zygapophysaires : 2°.

Source : MNHN, Paris

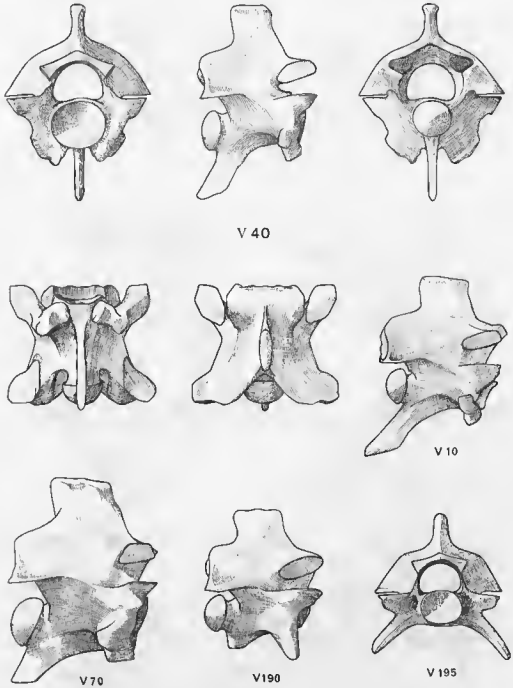

FIG. 13. — *Candoia (Enygrus) carinata.* Morphologie vertébrale. V_{40} (5 faces), V_{10}, V_{70}, dernière précloacale (V_{189}) et première caudale (V_{195}).

Source : MNHN, Paris

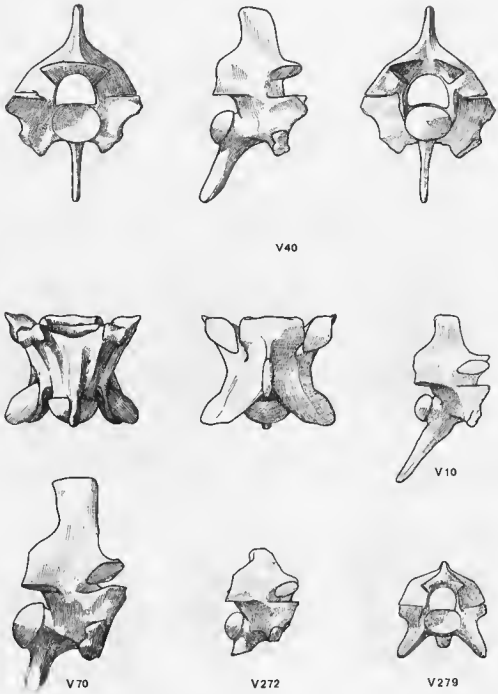

FIG. 14. — *Epicrates cenchris*. Morphologie vertébrale. V_{40} (5 faces), V_{10}, V_{70}, dernière précloacale (V_{272}) et première caudale (V_{279}).

Source : MNHN, Paris

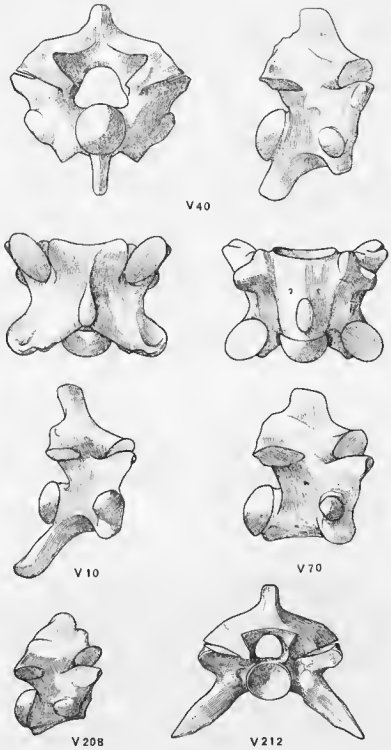

FIG. 15. — *Eryx johni*. Morphologie vertébrale. V_{40} (4 faces), V_{10}, V_{70}, dernière précloacale (V_{208}), première caudale (V_{212}).

Source : MNHN, Paris

et Gayrard 1964, Hoffstetter et Gasc 1969). De façon générale on peut d'abord distinguer deux groupes selon la forme de l'axe neural :

Dans le premier le toit neural est fortement surbaissé et les facettes zygapophysaires relevées (20 à 35°), en vue latérale, la facette zygosphénienne est alors presque entièrement masquée par l'aile prézygapophysaire (Uropeltidés, Aniliidés). Le rapport $\frac{d \times 100}{h}$ est relativement faible : *Anilius* : 56 ; *Cylindrophis* : 63 ; *Rhinophis* : 60 (fig. 19).

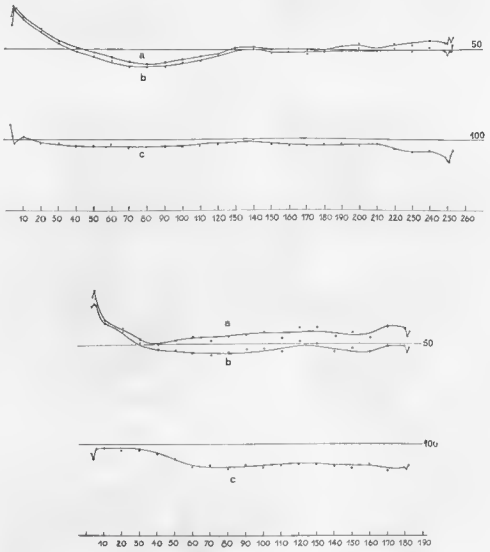

FIG. 16. — En haut, *Eunectes murinus*, en bas *Eryx conicus*.

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L + 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

Source : MNHN, Paris

Dans le second où le toit neural est peu surbaissé, seule la neurépine peut être pratiquement absente, et les plans de glissement zygapophysaires sont faiblement relevés sur l'horizontale (15° au maximum) ; la facette zygosphénienne est largement visible en vue latérale (Xénopeltidés, *Acrochordus*). Le rapport $\frac{d \times 100}{h}$ atteint des valeurs équivalentes à celles rencontrées chez les Boïdés : 71 (fig. 20, 24).

A l'intérieur de chacun de ces deux groupes la distinction est aussi marquée. Outre leur type particulier d'articulation occipito-vertébrale, les Uropeltidés se singularisent par : leur *centrum* à bords latéraux, parallèles, et dépourvu de toute crête médio-ventrale dans la région sans hypapophyse (au delà de la 41e vertèbre) ; la faible différenciation de la synapophyse, simplement ovoïde, ou légèrement trochloïde vers l'arrière ; le bord postérieur denticulé de l'arc neural, et la forte inclinaison des facettes zygapophysaires (plus de 30° sur l'horizontale). Chez les Aniliidés [1] le *centrum*, même dans la région privée d'hypapophyses, prend une allure de sablier, la constriction moyenne étant due à la concavité de ses trois faces. La synapophyse est bien différenciée, la portion synapophysaire faisant saillie ventralement et, dans la région à hypapophyses, se projetant en avant de telle sorte qu'elle forme avec son symétrique une encoche dans laquelle s'engage l'hypapophyse de la vertèbre précédente. Les facettes zygapophysaires ont une inclinaison égale ou inférieure à 25°. Dans le genre américain *Anilius* la vertèbre est plus fortement sculptée que chez *Cylindrophis*. Alors que chez ce dernier la neurépine est réduite à une petite lame verticale située tout à fait à l'arrière du toit neural et ressemblant en cela à celle de *Rhinophis*, chez *Anilius*, elle prend la forme d'une carène médiane s'étendant sur toute la longueur du toit. En ce qui concerne les foramens, la fréquence des positions latérale et subcentrale est grande chez les Aniliidés, elle paraît très faible chez *Rhinophis*. Enfin dans tout le groupe, les hémapophyses sont absentes de la région caudale, généralement très brève.

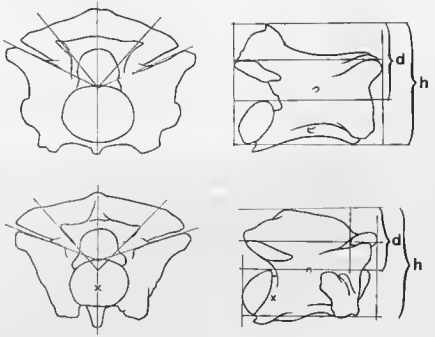

FIG. 17. — Morphologie vertébrale (V_{40}, V_{70}). En haut *Cylindrophis rufus* ($\frac{d \times 100}{h} = 63$). En bas, *Anilius scytale* ($\frac{d \times 100}{h} = 56{,}5$).

1. Nous n'avons pas vu *Anomochilus*.

Source : MNHN, Paris

La distinction au sein du second groupe est encore plus aisée, surtout par la forme des parties périphériques de la vertèbre : neurépine, hypapophyse, aile pré-zygapophysaire et synapophyse. Par contre on ne peut qu'être frappé par la similitude architecturale : même proportion entre la hauteur du toit neural et la hauteur totale (hypapophyse exceptée), même inclinaison du zygosphène (50°), inclinaison des zygapophyses inférieure à 15°.

La neurépine se réduit chez *Xenopeltis* à une forte carène, plus haute dans la région moyenne du toit, ce qui lui confère un aspect caractéristique, presque pyramidal (fig. 23). Elle est, chez *Acrochordus*, plus proche d'un type banal (presque Boïdé) par son mode d'insertion sur le toit (fig. 18), mais son bord dorsal est accidenté, la partie antérieure étant réduite à l'état de lame mince qui reste parfois en contrebas de la partie postérieure robuste (Hoffstetter et Gayrard 1964, p. 689).

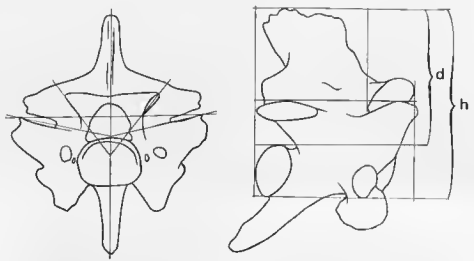

FIG. 18. — Morphologie vertébrale. *Acrochordus javanicus*. $\frac{d \times 100}{h} = 71{,}5$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 50°, des facettes zygapophysaires : 11°.

Les hypapophyses sont présentes jusqu'à V_{84} chez *Xenopeltis*, ensuite la face ventrale du centrum est ornée d'une carène hémale jusqu'à V_{100}, au delà elle se creuse légèrement. L'hypapophyse prend l'allure d'une lame vers V_{20} et montre deux pointes dans le sens antéro-postérieur (fig. 24). D'allure classique chez *Acrochordus*, elles sont bien développées jusqu'à V_{98}, puis persistent avec une taille moindre (voir la courbe correspondante de la fig. 5 dans Hoffstetter et Gayrard 1964). Elles montrent une tendance à la bifurcation juste en avant de la région précloacale (sous V_{176} en particulier).

L'aile prézygapophysaire, chez *Acrochordus* seulement, paraît posséder un processus pré-zygapophysaire différencié (comprimé antéro-postérieurement). En réalité l'étude biométrique du rapport entre la largeur antérieure et la largeur postérieure (fig. 25) révèle chez *Xenopeltis* l'existence d'un tel saillant, mais il est mousse et peu distinct.

La synapophyse montre entre *Xenopeltis* et *Acrochordus* deux sortes de différences : chez ce dernier son axe est plus proche de la verticale, et tout le massif synapophysaire est rejeté à un niveau plus ventral, la diapophyse étant alors dans la moitié inférieure du *centrum*, et la parapophyse au-dessous de celui-ci ; par ailleurs, les contreforts ne font pas saillies sous la forme de *margines inferiores*. Dans les deux cas la courbure transversale de la côte est un peu plus accentuée que chez les Boïdés, et la compression antéro-postérieure très prononcée. La côte est toutefois relativement plus longue chez *Acrochordus*. En vue latérale elle ne décrit pas du tout la sinusoïde esquissée chez *Python* : pratiquement

Source : MNHN, Paris

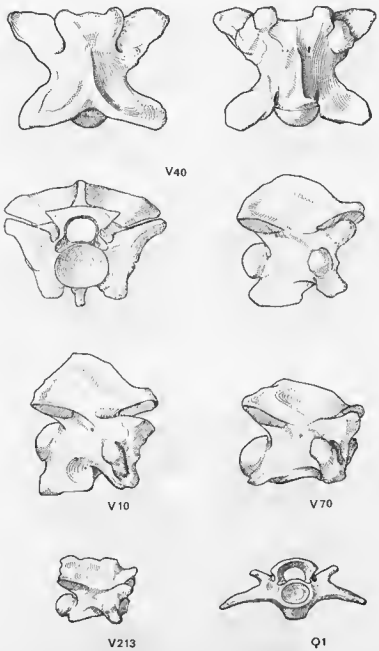

FIG. 19. — *Anilius scytale*. Morphologie vertébrale. V_{40} (4 faces), V_{10}, V_{70}, dernière précloacale (V_{213}) et première caudale.

rectiligne chez *Xenopeltis*, le profil dessine une sinusoïde chez *Acrochordus*, proximalement convexe vers l'avant, distalement convexe vers l'arrière ; en outre, le processus tuberculiforme se réduit fortement dans ce dernier genre.

Le cas de Chersydrus.

Chersydrus est un genre voisin d'*Acrochordus*. La première description ostéologique précise en a été faite récemment par Hoffstetter à partir d'un squelette juvénile et de prélèvements vertébraux effectués sur un spécimen adulte (1964). L'étude de ces documents nous apprend le bien-fondé de

Source : MNHN, Paris

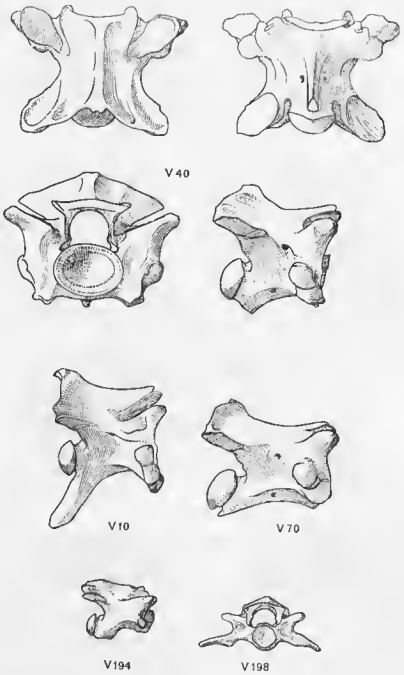

FIG. 20. — *Cylindrophis rufus*. Morphologie vertébrale. V_{40} (4 faces), V_{10}, V_{70}, dernière précloacale (V_{194}) et première caudale.

Source : MNHN, Paris

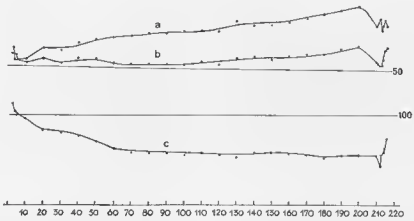

Fig. 21. — *Anilius scytale.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

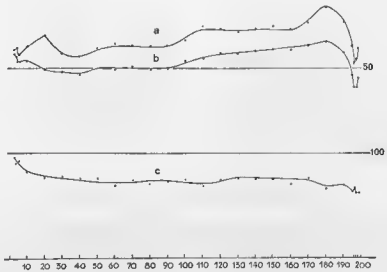

Fig. 22. — *Cylindrophis rufus.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

Source : MNHN, Paris

la réunion des deux genres en une seule famille. Toutefois un certain nombre de différences nous paraissent révélatrices de la difficulté qui réside dans la recherche des caractères significatifs. Par certains traits *Chersydrus* paraît tendre vers les Aniliidés (rapport de la hauteur du toit neural à la hauteur totale : 64) ; toutefois cette tendance est due à la réduction de la neurépine, à la faible inclinaison du toit neural et au relèvement modéré des ailes prézygapophysaires ne masquant pas les facettes zygosphéniennes. Par ailleurs, la synapophyse est encore plus basse que chez *Acrochordus*, et n'est pas sans rappeler la position qu'elle occupe chez les Hydrophiidés, convergence qui s'accentue dans la région caudale où les pleurapophyses sont pointées vers le bas et les hémapophyses ont une base unique.

Quoiqu'il en soit, ce genre nous apparaît comme une forme dont la morphologie vertébrale enregistre une adaptation plus poussée à la vie dans le milieu aquatique. *Chersydrus* est en effet réputé s'avancer dans la mer, c'est-à-dire qu'il se meut en pleine eau, et ne repose probablement pas sur les fonds. Le type de nage est donc sans doute beaucoup plus efficace que chez une forme fluviale comme *Acrochordus*, où le secours d'un support terrestre est plus aisé à trouver non loin de la surface qui doit être gagnée pour respirer.

Comme nous le verrons plus loin au cours de l'étude des profils graphiques, la variation de la morphologie au long de la colonne vertébrale, telle qu'on peut la déduire de la biométrie, nous confirme dans le rapprochement que nous avons fait des Xénopeltidés et des Acrochordidés (fig. 25). Il est à présent hors de doute que ces derniers doivent être placés parmi les Hénophidiens, et, à notre avis, c'est du côté de cette famille, représentée actuellement par le seul genre *Xenopeltis*, que devrait s'orienter, par d'autres caractères, la recherche des affinités systématiques des Acrochordidés.

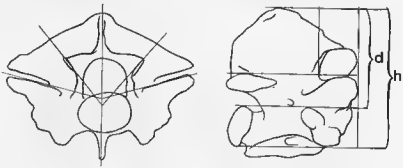

FIG. 23. — Morphologie vertébrale de *Xenopeltis unicolor* (V_{40}, V_{70}) $\frac{d \times 100}{lp} = 71{,}5$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 50°, des facettes zygapophysaires : 15°.

2) *CENOPHIDIENS* (= Colubroïdes).

Au risque de décevoir ceux qui chercheraient ici une clef infaillible pour un nouveau découpage systématique, permettant d'identifier les vertèbres isolées de Colubridés, nous n'entrerons pas dans la discrimination des très nombreux genres que renferment les Cénophidiens. Pour tenter une interprétation fonctionnelle de la morphologie squelettique et musculaire, nous rechercherons ici à définir le ou les types morphologiques fondamentaux ; c'est pourquoi, si certaines de nos observations peuvent conduire à des considérations systématiques, ce n'est que par effet indirect. Il se peut, et c'est au fond notre espoir, que la méthode plus objective que nous employons ici dans l'analyse morphologique conduise ultérieurement à des applications systématiques de détail, et remplace l'empirisme, même lorsqu'il prend une forme quantitative. Pour en arriver là, il faudrait procéder à une étude totale, de la cinématique du vivant à la biométrie vertébrale, pour chaque genre au moins, ce qui ne peut être accompli par un seul chercheur.

Il nous importe ici de dégager les principales caractéristiques qui découlent des rapports entre la forme et la fonction, par l'étude des relations entre les éléments qui composent l'organisation mus-

Source : MNHN, Paris

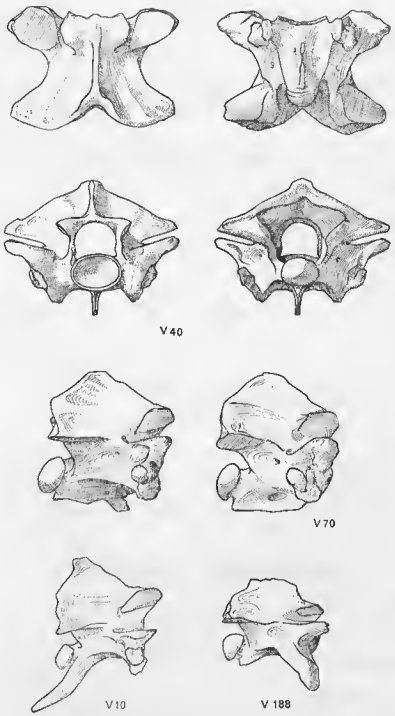

FIG. 24. — Morphologie vertébrale de *Xenopeltis unicolor*. V_{40} (5 faces), V_{10}, première caudale.

Source : MNHN, Paris

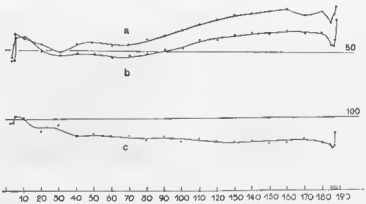

Fig. 25. — *Xenopeltis unicolor.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

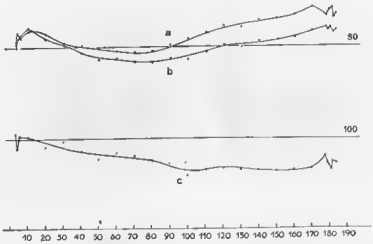

Fig. 26. — *Acrochordus javanicus.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

culo-squelettique et des transformations intervenant dans ces relations chez des espèces diversement adaptées. Nous avons donc choisi notre matériel plus en voulant constituer un éventail de formes présentant un habitus différent, que de spécimens de toutes les catégories systématiques.

Source : MNHN, Paris

Caractéristiques générales.

La vertèbre.

Par rapport à la vertèbre de *Python*, et aux caractères que nous avons pu dégager du style vertébral hénophidien, la vertèbre des Cénophidiens montre un certain nombre de différences.

Le centrum est généralement allongé, c'est-à-dire que la largeur du condyle ne représente qu'une faible part de la longueur utile prise comme base (36 % chez *Natrix*, 40 % chez *Thelotornis*, contre 84 % chez *Python* ; toutefois 61 % chez *Bitis*) de telle sorte que les *margines inferiores*, parfois accentuées, sont presque parallèles vers l'arrière.

La synapophyse est bien différenciée en une facette diapophysaire fortement convexe, aux contours circulaires très distincts de la facette parapophysaire qui forme une demi trochlée (concave dans le sens dorso-ventral, convexe dans le sens antéro-postérieur). Lorsqu'une hypapophyse est présente, la parapophyse se prolonge ventralement, en avant, par un processus parapophysaire parfois aigu (Vipéridés).

L'arc neural donne une impression de glissement général vers l'avant ; cette impression est due à l'insertion très antéricure de la neurépine (sauf chez les Hydrophiidés) dont le bord cranial est en outre souvent concave, et aussi à la projection des processus prézygapophysaires du toit neural. Ce dernier a une pente peu accentuée sauf chez les Vipéridés dont la vertèbre échappe à ce schéma, et pour cette raison n'est pas loin de ressembler à une vertèbre booïde (fig. 27) ; toutefois, quand on considère le rapport entre la largeur postéricure du toit (lp) et sa largeur antérieure hors-tout (la), on s'aperçoit que chez tous les Cénophidiens l'indice est inférieur à 100, quelle que soit la situation intracolumnaire de la vertèbre (fig. 31, 32).

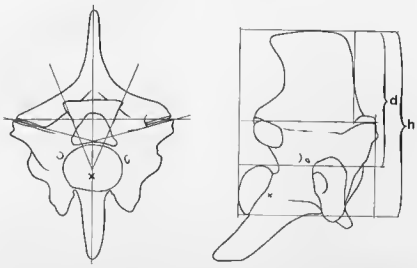

Fig. 27. — Morphologie vertébrale de *Bitis arietans*. $\frac{d \times 100}{h} = 72{,}5$; inclinaison des facettes zygosphéniennes : 66°, des facettes zygapophysaires 15°.

Sauf certaines exceptions relevant d'une différenciation régionale particulière (vertèbres « œsophagiennes » chez *Dasypeltis*), les facettes zygapophysaires forment avec l'horizontale un angle inférieur à 18° (dans de nombreux cas inférieur à 15°) cette inclinaison est même négative, si l'on peut dire, chez les Hydrophiidés où les facettes s'abaissent sous l'horizontale d'environ 5°. Les facettes zygosphéniennes sont assez relevées, mais la marge de variation pour l'ensemble des Cénophidiens n'est pas différente de celle des Hénophidiens. La limite inféricure de 40°, très rarement franchie, reçoit, nous le

Source : MNHN, Paris

Fig. 28. — Région proximale de la côte chez *Cerastes cerastes*. En haut, face articulaire ; en bas, vue latérale.
ca, capitulum ; f, foramen vasculaire ; pt, processus tuberculiforme ; tu, tuberculum.

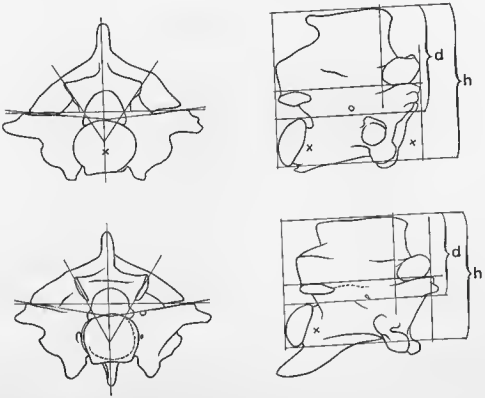

Fig. 29. — Morphologie vertébrale (V_{70}). En haut, *Elaphe* ; en bas, *Naja*. $\frac{d \times 100}{h}$ = *Elaphe* 67,5, *Naja* 66 ; inclinaison des facettes zygosphéniennes : *Elaphe* 55°, *Naja* 60°, des facettes zygapophysaires : *Elaphe* 5°, *Naja* 10°.

Source : MNHN, Paris

verrons, une explication d'ordre fonctionnel. Les facettes zygosphénicnne tendent à prendre la forme d'une ellipse à grand axe sub-horizontal, leur dimension verticale est alors réduite et elles sont généralement distantes l'une de l'autre. Le massif zygosphénien paraît ainsi plus large. Plus surbaissé et les facettes relativement plus proches du plancher neural chez les Colubridés (s.l.) et les Elapidés. Comme l'inclinaison est peu différente de ce qu'on rencontre chez les Hénophidiens, le point d'intersection des segments passant par leur centre et contenus dans chacun des plans de glissement (centre zygosphénien) est ainsi reporté plus bas dans le *centrum* au voisinage du centre condylien (fig. 27, 29). Ceci est également valable pour les Vipéridés, mais moins parce que le zygosphène est large que parce que les facettes sont dans l'ensemble plus relevées (*Cerastes* fait exception, avec au contraire un angle très faible : 35°). On peut voir que sur ce point *Acrochordus* montre une disposition cénophidienne. Dans l'ensemble le zygosphène ne présente pas une morphologie bien caractéristique. Les foramens occupent les diverses positions possibles (à l'exception de la position parazygosphénicnne propre au genre *Acrochordus*), y compris la position paracotylienne, qu'on trouve chez les Hénophidiens (signalé par Hoffstetter et Gayrard 1964, p. 690). Nous n'avons pas trouvé de foramens subcentraux médians chez les Cénophidiens.

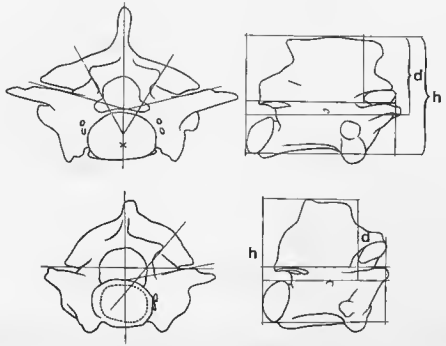

FIG. 30. — Morphologie vertébrale. En haut, *Xenodon* d %, en bas *Grayia* d % = 66.

La côte.

La côtc est caractérisée par le développement du processus tuberculiforme, souvent en forme de doigt, parfois en lame (par exemple chez *Xenodon*). Sur la face dorsalc de sa racine s'ouvre un foramen dont le diamètre peut être considérable (fig. 28) (*Cerastes*). En corrélation avec la différenciation de la synapophyse, les facettes capitulaire et tuberculaire sont bien séparées, une échancrure du bord dorsal sépare ces deux surfaces (fossette ligamentaire). Dans le plan transversal la courbure est souvent faible, surtout proximalement, alors qu'en vue latérale la côte décrit une sinusoïde relativement accentuée, à concavité antérieure proximale, et postérieure distale.

Source : MNHN, Paris

Morphologie régionale.

Chez les Cénophidiens les variations sous-régionales sont très comparables à celles des Hénophidiens, les mêmes problèmes se posent, en particulier celui de la persistance éventuelle des hypapophyses dans la région postérieure du tronc. Dans les formes à hypapophyses persistantes, ces dernières décroissent assez régulièrement en longueur à partir d'un maximum relativement antérieur (voir à ce propos les courbes figurées par Thireau 1967 a, b). Lorsqu'elles disparaissent, c'est au niveau du site cardiaque comme chez les Hénophidiens. De façon générale nous retrouvons chez les Cénophidiens le même sens de variation intracolumnaire des dimensions, en particulier un accroissement de la largeur

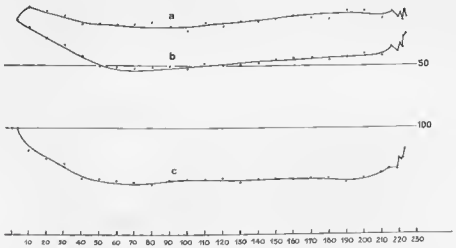

Fig. 31. — *Coluber viridiflavus.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

jusqu'à un maximum situé au niveau de V_{60}-V_{70} quel que soit le nombre total des vertèbres précloacales. L'existence d'un processus pré-zygapophysaire dès les premières précloacales ne modifie pas la marge de variation du rapport entre la largeur antérieure et la largeur postérieure (indice $\frac{la \times 100}{lp}$) et, ce qui peut surprendre à première vue, mais nous en verrons l'explication fonctionnelle plus loin, le rapport entre la largeur antérieure et la longueur utile $\frac{(L \times 100)}{la}$ varie non seulement dans le même sens mais encore autour des mêmes valeurs : il s'abaisse jusqu'au voisinage de 50 ($L = \frac{la}{2}$) dans la région moyenne pour se relever pour les dernières précloacales. Cette constatation révèle que la différence entre les Hénophidiens et les Cénophidiens réside principalement dans un amincissement de la portion moyenne de la vertèbre chez ces derniers, c'est-à-dire un allègement des murs de l'arc neural et du *centrum* avec une réduction du système trabéculaire interne, les parties périphériques restant en relief, de telle sorte que les proportions entre les points extrêmes ne varient pas. Autrement dit tout se passe comme si il y avait eu, non pas un développement des processus périphériques, mais au

Source : MNHN, Paris

contraire une rétraction des parties centrales au cours de l'évolution des Cénophidiens. Seuls les Vipéridés paraissent échapper à cette évolution. En réalité, ils l'ont subie et leur allure booïde est superficielle, car la rétraction s'est effectuée surtout dans le sens dorso-ventral, laissant en relief les leviers de la neurépine, de l'hypapophyse et du processus parapophysaire. Nous reviendrons sur ces différences plus loin, puisqu'elles font intervenir des considérations d'ordre fonctionnel.

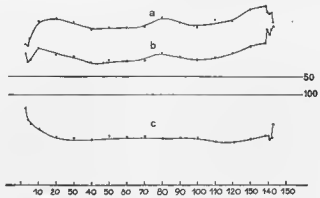

FIG. 32. — *Xenodon merremii.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

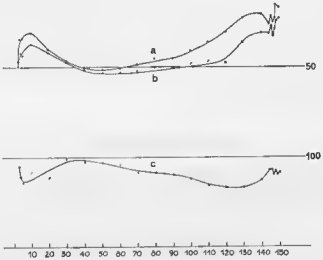

FIG. 33. — *Bitis arietans.*

a, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$

b, variation de l'indice $\frac{L \times 100}{la}$

c, variation de l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$

Source : MNHN, Paris

Nous avons utilisé plus haut, pour différencier les familles satellites des Boïdés, le rapport entre la hauteur totale (hypapophyse exceptée)[1] et la hauteur de l'arc neural ($\frac{d \times 100}{h}$). Nos tentatives pour essayer de dégager de grandes coupures chez les Cénophidiens à partir de cet indice se sont révélées infructueuses. La valeur oscille autour de 70, quelle que soit la famille, ce qui laisse supposer l'existence d'une raison mécanique, probablement la nécessité de la coïncidence de la fibre neutre (passant par le centre de gravité) avec la moelle épinière (*vide infra*).

Les expansions vertébrales « aberrantes ».

Certains Cénophidiens possèdent des expansions de l'arc neural, au niveau du bord dorsal de la neurépine ou bien des ailes zygapophysaires. Les cas caractéristiques ont été décrits chez *Xenopholis* (Boulenger 1896), *Bungarus* (Hoffstetter 1939) et les Xénoderminés (Bogert 1964). Alors que chez les Bungares ces expansions s'inscrivent dans le cadre d'un élargissement du processus prézygapophysaire en palette légèrement oblique au-dessous de l'horizontale et de la crête latérale, chez les Xénoderminés il paraît s'agir plutôt d'ornementations superfétatoires dont le degré de développement serait lié à l'âge et au sexe. Il ne semble pas que, dans l'un et l'autre cas, ces expansions correspondent à un bouleversement fonctionnel, on peut noter en effet qu'elles s'inscrivent dans le cadre architectural de la vertèbre et s'étendent à des niveaux limitant des cordons musculo-tendineux. Rappelons, à ce propos, que Johnson (1955) avait attaché une grande importance au développement de la *margo lateralis* qu'il mesurait par la largeur de la vertèbre en son milieu, pour distinguer deux groupes de Serpents. Dans le groupe A, pourvu d'une crête saillante, il voyait un perfectionnement destiné à empêcher les couches superficielles du transversaire épineux (épineux et demi-épineux) de se tendre comme la corde d'un arc au cours de la flexion. Sans revenir sur la coupure très arbitraire qu'il était ainsi amené à faire (en particulier au milieu du genre *Trimeresurus*), nous devons signaler combien il est hasardeux de vouloir interpréter la morphologie vertébrale sans connaître l'organisation musculaire, car le mode de recouvrement des faisceaux successifs du transversaire épineux suffit à interdire la déhiscence de la masse musculaire dans la concavité du corps en flexion. Par ailleurs, la crête latérale, quelle que soit son extension, est prolongée latéralement par une forte cloison aponévrotique qui se relève ensuite verticalement et sépare le transversaire épineux du long dorsal (Gasc 1967 c, Planche II, B), la communication entre ces deux cordons s'effectuant au niveau des processus prézygapophysaires. Il n'est donc pas étonnant de rencontrer des variations même individuelles dans l'extension de ce qu'il faut considérer comme la base rigide de cette cloison qui s'étend dans le plan de glissement des zygapophyses et n'a aucune incidence sur le fonctionnement des cordons musculaires, puisque le long dorsal s'insère plus latéralement, et le transversaire épineux plus dorsalement.

3) *SCOLECOPHIDIENS*

L'ostéologie des Typhlopidés et Leptotyphlopidés a fait l'objet d'une monographie de List (1966) où les principaux caractères vertébraux et leur variation régionale sont envisagés. Nous insisterons donc sur la comparaison avec les autres Serpents.

Caractéristiques générales (fig. 34).

Parmi les vertèbres munies d'un zygosphène, toute vertèbre de Scolécophidiens se reconnaît à son aspect considérablement surbaissé. Le toit neural est totalement dépourvu de neurépine, il n'est

1. L'exclusion de l'hypapophyse de cette mesure permet de comparer chez toutes les formes l'arc neural au centrum. Nous verrons en outre que l'absence d'incidence de cette exclusion sur les résultats nous confirme dans notre interprétation du rôle mécanique particulier de l'hypapophyse.

Source : MNHN, Paris

que faiblement convexe et se relève en arrière à la manière du troussequin d'une selle ; il rappelle en cela l'arc neural de *Cylindrophis*, quoique ce dernier possède une très petite neurépine. Par ailleurs, les ailes pré-zygapophysaires sont munies de volumineux processus pré-zygapophysaires larges et légèrement recourbés vers l'avant. Le *centrum* offre une surface ventrale à peu près plane percée de façon irrégulière de foramens subcentraux parfois volumineux. Les cinq premières vertèbres sont munies d'hypapophyses. La synapophyse n'est pas différenciée, l'unique facette articulaire fortement convexe, dessine une sorte d'écusson oblique de haut en bas et d'arrière en avant.

Les facettes zygapophysaires forment avec l'horizontale un angle légèrement supérieur à 20°, tandis que les facettes zygosphéniennes, haut situées par rapport au plancher du canal neural, sont fortement relevées (73° chez *Typhlops punctatus*). L'axe zygosphénien, défini en vue transversale par l'intersection des plans de glissement des facettes zygosphéniennes gauche et droite, est rejeté ventralement par rapport à l'axe condylien (fig. 34).

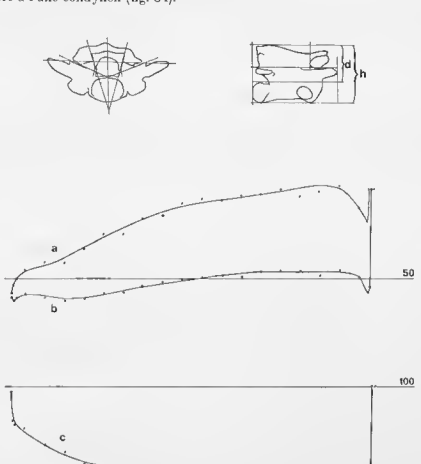

FIG. 34. — En haut, morphologie vertébrale de *Typhlops punctatus* $\frac{d \times 100}{h} = 65$: inclinaison des facettes zygosphéniennes : 73°, des facettes zygapophysaires : 22°, en bas, variation des indices $\frac{L \times 100}{lp}$ (a), $\frac{L \times 100}{la}$ (b) et $\frac{lp \times 100}{la}$ (c) chez *Typhlops*.

Source : MNHN, Paris

Malgré le surbaissement du toit neural le rapport entre la hauteur de l'arc et la hautcur totale est chez les Scolécophidiens comme chez les autres Serpents voisin de 70 (65). La côte, bien développée et fortement comprimée antéro-postérieurement, s'articule simplement par une facette capitulaire profonde. Le processus tuberculiforme présente la forme d'une lame à bout rond, dont le plan engendre un angle d'environ 45° avec le plan du corps de la lame costale.

Morphologie régionale.

Les variations des dimensions vertébrales considérées isolément s'effectuent, entre V_2 et la dernière précloacale, dans le même sens que chez les Hénophidiens et les Cénophidiens. Toutefois, nous savons que la région à hypapophyses est très brève (5 vertèbres) sauf chez *Leptotyphlops* (37) et ne coïncide pas du tout avec la région pré-cardiaque (site cardiaque au niveau de V_{30}). Par ailleurs l'examen détaillé des courbes biométriques fondées sur des proportions montre des différences intéressantes par rapport aux autres Serpents. Le processus pré-zygapophysaire atteint une taille considérable dès V_4, sa réduction intervient brusquement sur les cloacales (fig. 33). Le rapport entre la largeur antérieure et la longueur du *centrum* $(\frac{L \times 100}{la})$ ne cesse pratiquement de croître, inférieur à 50 en avant de V_{90}, il devient supérieur à cette valeur au delà. Il ne retrouve la valeur 50 que sur les toutes dernières précloacales. Nous verrons la signification de cet indice dans l'interprétation biomécanique de la flexion latérale.

Cependant, comme pour les Cénophidiens, la présence de processus pré-zygapophysaires doit être interprétée plutôt comme le résultat d'une condensation du tissu vertébral (allègement général des parties non périphériques), que le fruit du développement des divers processus, ainsi que le révèle la comparaison des trois courbes formées à partir des indices. Les variations de l'indice $\frac{L \times 100}{lp}$ révèlent une *réduction* de lp par rapport à L, alors que l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$ pouvait faire penser à un développement de la par rapport à lp. L'indice $\frac{L \times 100}{la}$ nous montre au contraire que la largeur antérieure varie peu quand on la compare à la longueur du *centrum*, et, comme nous le signalions plus haut, *Typhlops* se singularise par une décroissance relative de la largeur. L'élévation brutale des trois indices dès la première vertèbre cloacale jusqu'à une valeur égale ou proche de 100 nous paraît aussi très caractéristique de ces formes dont la queue ne représente que quelques pour cent de la longueur totale. Les vertèbres cloacales s'incrivent alors dans un volume cubique.

Lorsqu'on mesure la hauteur totale et qu'on la rapporte à la largeur maximum $(\frac{h \times 100}{la})$ on obtient là encore l'indice d'une véritable condensation dorso-ventrale. En effet, dès les premières vertèbres cet indice est inférieur à 100, ce qu'on ne retrouve même pas chez des formes convergentes (Aniliidés). Le graphique obtenu en portant log h en ordonnée et $\frac{lp \times 100}{la}$ en abscisse présente un tracé très voisin de celui d'*Anilius*, mais considérablement décalé vers la gauche par rapport à la base verticale 100 (fig. 37). Ainsi les variations des dimensions verticale et latérale sont à peu près parallèles chez ces formes convergentes, mais il existe une différence importante dans la valeur absolue de l'une et de l'autre.

4) *COMPARAISONS.*

Profil graphique de la colonne vertébrale.

On peut penser qu'avec très peu de données il est possible de caractériser l'allure de l'ensemble de la colonne vertébrale d'un Serpent. Un certain nombre des courbes construites d'après la mesure de

Source : MNHN, Paris

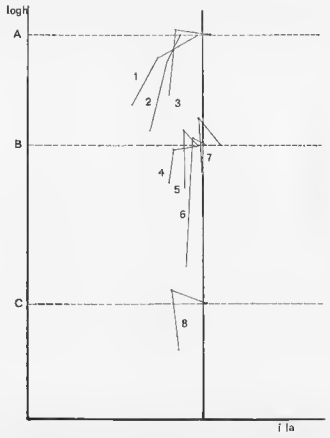

Fig. 35. — Variation des proportions des vertèbres précloacales chez les Hénophidiens. A, Anilioïdes, Xénopeltidés : B, Boïdés ; C, Acrochordidés. En ordonnée le logarithme de la plus grande dimension verticale (pour faciliter la comparaison on a pris logh pour V_{10} = constante), en abcisse l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$.

La verticale indique la valeur 100 de cet indice (lp = la). Chaque genre est représenté par trois points de droite à gauche : la 10e vertèbre, la vertèbre pour laquelle (la) est maximum, la dernière précloacale.

1, *Anilius* ; 2, *Cylindrophis* ; 3, *Xenopeltis* ; 4, *Eryx* ; 5, *Python* ; 6, *Eunectes* ; 7, *Candoia* ; 8, *Acrochordus*.

la variation intracolumnaire de quelques dimensions nous ont déjà montré l'aspect général de ce profil, mais pour introduire une discrimination entre les différentes formes, il est indispensable de combiner plusieurs données. Par exemple le profil horizontal montre que la largeur maximum de la vertèbre se situe entre V_{60} et V_{110} pour tous les spécimens étudiés. Toutefois, le profil réalisé avec le rapport entre la et lp donne une précision supplémentaire : le développement des processus pré-zygapophysaires et l'extension de la zone où ce développement conserve la même valeur. De façon empirique on peut penser que les dimensions verticales prédominent sur les dimensions transversales chez les Boïdés et les Vipéridés. On peut donc songer utiliser une combinaison des données relatives à ces deux sortes de dimensions en trois points de la colonne vertébrale, un point très antérieur (V_{10}), un point moyen défini par la vertèbre la plus large, et le point postérieur de la région présacrée, la colonne vertébrale étant divisée en deux secteurs, le premier où la largeur croît d'avant en arrière, le second où elle décroît dans le même sens. En ramenant tous les points V_{10} à une même ordonnée, on peut par ailleurs comparer le sens de ces variations dans les deux secteurs considérés. Le profil ainsi construit n'est pas entièrement satisfaisant, la raison en est dans l'insuffisance informative de la donnée la (largeur antérieure), puisqu'il est identique pour des formes aussi différentes que *Coluber* et *Eryx*. Il semble en effet que la hauteur varie par rapport à la largeur dans les mêmes proportions chez ces deux Serpents, mais l'un possède des processus pré-zygapophysaires, tandis que l'autre n'en possède pas. C'est pourquoi nous avons

Source : MNHN, Paris

FIG. 36 —. Variation des proportions des vertèbres précloacales chez les Cénophidiens. A, Viperidés ; B, Colubridés (s.l.) ; C, Elapidés. Même principe que pour la fig. 35.
1, *Bitis* ; 2, *Ancistrodon* ; 3, *Crotalus* ; 4, *Natrix* ; 5, *Xenodon* ; 6, *Coluber* ; 7, *Grayia* ; 8, *Naja*.

construit le même diagramme de dispersion en utilisant l'indice $\frac{lp \times 100}{la}$ au lieu de log la (fig. 35, 36, 37).

Ces diagrammes nous conduisent à diverses conclusions, principalement en ce qui concerne :

— la distance du premier point (correspondant à V_{10}) à la verticale 100 (la = lp). Dans les cas où cette distance est importante, nous avons affaire à des formes dont les processus prè-zygapophysaires apparaissent bien développés dès la portion antérieure de la colonne ;

— la distance du second point (la maximum) à la verticale 100. Les formes à processus prézygapophysaires très saillants montrent une valeur élevée de cette distance ;

— la différence d'abcisses entre les deux points précédents. Il en ressort une importance de l'accroissement du processus pré-zygapophysaire dans la partie antérieure de la colonne.

— la différence d'ordonnées entre le premier point (V_{10}) et le troisième (dernière vertèbre présacrée) qui permet de juger des variations en hauteur de la vertèbre.

A partir de ces données nous avons pu dessiner un certain nombre de types de colonnes vertébrales, assimilées à des poutres à section en croix (fig. 39, 40, 41). Cette représentation a l'avantage de rendre évidentes les différences entre des sections successives de ces poutres, c'est-à-dire entre leur module de résistance à la flexion [1], soit verticale, soit horizontale. Pour faciliter la comparaison immé-

1. Le module d'inertie de la section d'une pièce soumise à la flexion est égal au quotient du moment d'inertie de la section par rapport à l'axe passant par le centre de gravité et de la distance de cet axe à la fibre la plus éprouvée. Sa valeur est donc fonction de la forme géométrique de la section.

Source : MNHN, Paris

diate toutes ces poutres sont ramenées à la même longueur, ce qui n'introduit d'ailleurs de distorsion que dans la portion postérieure, puisque, pratiquement, la portion antérieure comprend dans tous les cas entre 60 et 80 vertèbres (un peu plus de 100 toutefois chez les gros Boïdés).

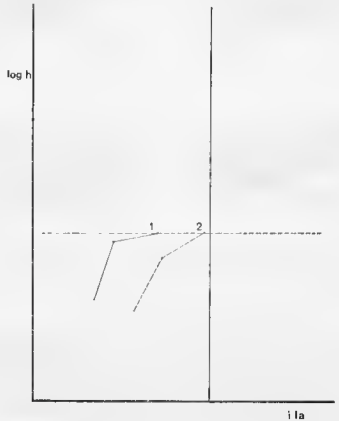

FIG. 37. — Variation des proportions des vertèbres précloacales chez *Typhlops*. Même principe que pour les fig. 35 et 36. 1, *Typhlops* ; 2, pour comparaison *Anilius*.

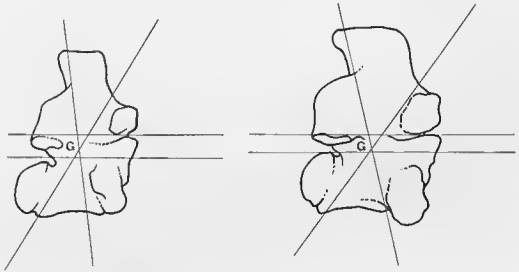

FIG. 38. — Position du centre de gravité d'une vertèbre de la région post-cardiaque, à gauche chez *Python sebae*, à droite chez *P. reticulatus*. Les deux vertèbres sont alignées sur leur plan de référence.

Source : MNHN, Paris

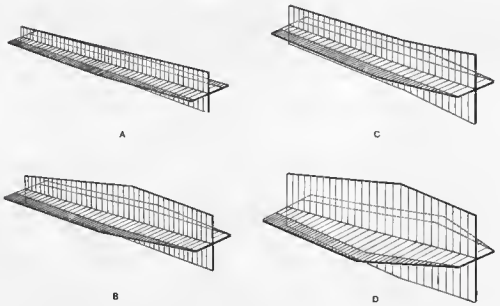

FIG. 39. — Profils graphiques de la colonne précloacale (à partir de V_{10}). A, *Anilius* ; B, *Xenopeltis* ; C, *Eryx* ; D, Boïnés et Pythoninés. La part prise par le processus prézygapophysaire est figurée en hachures serrées. Voir les conditions de construction dans le texte.

La largeur antérieure de V_{10} de toutes les colonnes est ramenée à 100 ; c'est à partir de cette base que sont reportées les valeurs proportionnelles aux valeurs réelles, tant pour la hauteur que pour la largeur. La construction graphique de ces modèles est donnée ici à titre d'illustration. Elle ne prétend pas dans la réalisation atteindre l'exactitude que demanderait un mécanicien d'une épure industrielle.

La combinaison de ces quatre types de données permet alors de rendre évidentes deux tendances principales : variation prédominante de la hauteur ou variation prédominante de la largeur pré-zygapophysaire, avec dans chacun des cas des modalités distinctes.

Chez les Hénophidiens, les Aniliidés (*Cylindrophis* et *Anilius*) montrent une relation assez harmonieuse entre le développement progressif d'un processus pré-zygapophysaire et une décroissance de la hauteur. Pour les Boïnés, Pythoninés, Xénopeltidés et Acrochordidés, les deux dimensions s'accroissent dans la portion antérieure tandis que seule la hauteur accuse dans la portion postérieure une réduction importante, en grande partie due à la disparition des hypapophyses. Mais dans cette réduction intervient également la diminution de la hauteur de tous les constituants vertébraux, puisque le point de hauteur maximum se situe dans la zone dépourvue d'hypapophyses, à l'exception d'*Acrochordus* et de *Candoia* (fig. 41). On peut voir que le développement du processus pré-zygapophysaire est comparable chez *Acrochordus* et *Xenopeltis*, il se poursuit même chez ce dernier dans la portion postérieure. Le profil des Erycinés, bien que très voisin de celui de *Xenopeltis*, en diffère par un point important : le maximum de hauteur est situé très en avant du point de largeur maximum ; en cela donc ils se rapprochent des Aniliidés.

Chez les Cénophidiens (fig. 40 et 41) la coupure est nette entre les Vipéridés, à processus prézygapophysaire peu développé et relativement constant, et les Colubridés *s.l.* où ce processus est toujours important dès V_{10}. Par ailleurs, chez les premiers la hauteur s'accroît dans la portion antérieure, alors qu'elle ne cesse de décroître chez les seconds. Chez les Coluhridés où les hypapophyses postérieures font défaut, on trouve soit une grande variation de la hauteur (*Xenodon*), soit une grande variation de la largeur (ex. : *Coluber*, *Grayia*).

On peut noter que, contrairement à ce qu'on aurait pu soupçonner, *Natrix* diffère de *Coluber* par les variations des dimensions transversales dans la région antérieure, alors que les variations de hauteur sont à peu près identiques dans les deux genres malgré la persistance des hypapophyses chez

Source : MNHN, Paris

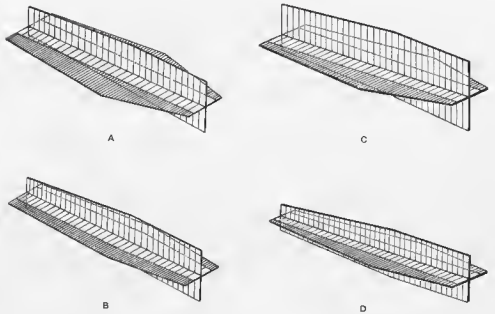

FIG. 40. — Profils graphiques de la colonne précloacale (à partir de V_{10}). A, *Coluber*, B, *Natrix*, C, *Grayia*, D, *Naja*.

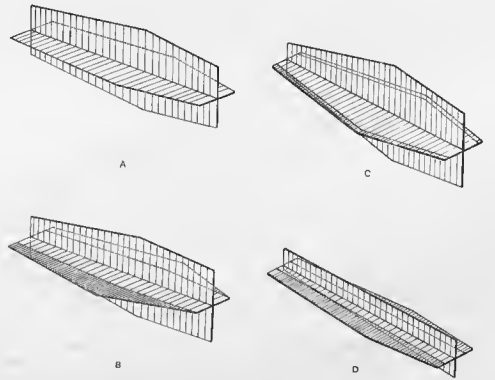

FIG. 41. — Profils graphiques de la colonne précloacale (à partir de V_{10}). A, *Candoia* ; B, *Acrochordus* ; C, Vipéridés ; D, *Xenodon*.

Source : MNHN, Paris

la première. De façon générale, d'ailleurs, la différence entre Colubridés apparaît surtout dans l'importance des processus pré-zygapophysaires de la portion craniale de la colonne. Chez *Natrix*, comme chez *Xenodon*, où le crâne est relativement volumineux, large et plat, la portion craniale de la colonne montre indépendamment du reste du corps, une grande mobilité latérale mimant l'attitude propre aux Viperidés. Il semble au contraire que les formes à portion antérieure relativement rigide telles que *Coluber* et *Grayia* soient caractérisées par le faible développement des processus pré-zygapophysaires à ce niveau.

II. — MORPHOLOGIE COMPARÉE DE LA MUSCULATURE AXIALE

Dans notre mémoire d'introduction (1967 c) nous avons consacré une large place à l'homologie et à la disposition des différents éléments de la musculature axiale épisomatique et hyposomatique chez les Squamates, en nous référant à un plan reptilien général. C'est par rapport à ce cadre que nous avions dégagé les principales modifications introduites dans les Vertébrés serpentiformes dont les Serpents constituent le point extrême. Rappelons ici les traits principaux de ces modifications : diminution des aires d'insertions musculaires (cf. Gasc 1967 d, fig. 1) avec la présence corrélative de processus vertébraux, élongation des faisceaux musculaires individuels qui mobilisent des segments squelettiques éloignés (cf. Gasc 1967 c, p. 94), différenciation de faisceaux dans les couches profondes avec l'apparition de processus costaux, importance des portions tendineuses, à la fois par leur longueur relative, et par leur rôle de passage d'un cordon musculaire à un cordon voisin (cf. Gasc 1967 c, fig. 22). Notre propos est à présent de dégager les modalités empruntées par les divers types de Serpents dans la réalisation de ces tendances générales, en mettant en évidence les différences que décèlent l'examen de l'organisation musculaire dans l'épisome et l'hyposome. La division faite par Mosauer (1935) en trois types, boïde, vipéride et colubride, ne recouvrant que très imparfaitement la réalité, ce qui a conduit Auffenberg à multiplier les variations dans ces types fondamentaux, aussi avons-nous volontairement choisi de décrire d'abord en détail plusieurs formes qui, bien qu'entrant dans le cadre systématique de ces types, sont fortement marquées par leur originalité. Nous procéderons ensuite à une comparaison générale.

1) *HENOPHIDIENS*

Chondropython viridis.

La répartition géographique de ce magnifique Python arboricole se restreint à la Nouvelle-Guinée. Nous avons pu disposer d'un exemplaire frais de sexe mâle et de quelques exemplaires fixés dans l'alcool. Le tronc montre une section ovoïde à gros bout dorsal, en raison de l'étroitesse des écailles ventrales. Le tégument est uniformément lisse. La possibilité de flexion ventrale est beaucoup plus étendue que chez la plupart des Serpents. Il possède environ 240 vertèbres précloacales (237 sur l'individu mâle), 5 vertèbres cloacales. Le cœur est situé au niveau de la 60e vertèbre.

Cet animal se dépouille aisément pour un Boïdé, il n'y a pas de forte adhérence entre le derme et les tendons superficiels dans la portion dorsale. L'épisome occupe un secteur plus important que l'hyposome, la limite entre le bord ventral du cordon de l'ilio-costal et le bord dorsal du supra-costal étant situé nettement au-dessous de la moitié de la hauteur de la surface latérale. Les différents cordons musculaires sont nettement visibles. Nous ne suivrons pas ici l'ordre de la dissection, tel qu'il est énoncé dans notre méthode de dissection raisonnée (Gasc 1967 e, p. 102) mais l'ordre de l'organisation générale (*ibid.*, p. 89), en partant des plans les plus profonds.

La figure 52 réunit dans un diagramme en perspective l'ensemble des données topographiques qui suivent.

Source : MNHN, Paris

Musculature épisomatique.

Système du transversaire épineux (fig. 42).

Comme chez tous les Boïdés, l'organisation du transversaire épineux est caractérisée par l'existence d'un arc tendineux à concavité postérieure tendu entre le bord dorsal de la neurépine et le bord latéral de l'aile post-zygapophysaire. Sur cet arc s'insèrent directement les muscles appartenant aux couches profonde, moyenne et superficielle.

La couche profonde comprend trois muscles (*mm. interarcualis, multifidus, interarticularis superior*).

Les fibres internecurales (*m. interarcualis*) naissent sur le bord antérieur et la face médiale de la branche dorsale de l'arc tendineux, franchissent au maximum deux espaces intervertébraux et s'insèrent sur la face latérale du tranchant postérieur de la neurépine.

Le multifide (*m. multifidus*) prolonge vers l'avant l'arc tendineux ses fibres naissant dans le même plan anatomique sur la zone médiane de la convexité, franchit trois espaces intervertébraux et s'insère sur tout le bord postérieur d'une aile post-zygapophysaire. Le nerf pénètre dans le muscle au niveau du deuxième espace intervertébral franchi.

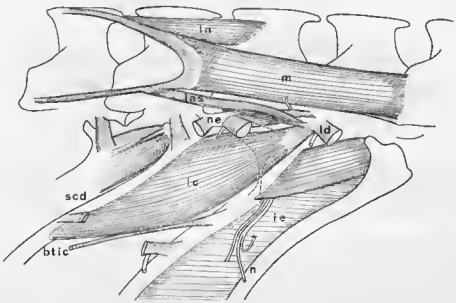

FIG. 42. — *Chondropython viridis* (Pythonidés). Musculature axiale profonde. Vue latérale droite.

b.t.i.c., bride d'attache costale du tendon intermédiaire de l'iliocostal ; i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; i.e., muscle intercostal externe ; in., muscle interneural ; i.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; n., nerf cutané latéral ; n.e., nerf épisomatique ; s.c.d., muscle supracostal dorsal.

Les fibres du muscle interarticulaire supérieur (*m. interarticularis superior*) forment un petit faisceau rubanné qui naît sur la branche ventrale de l'arc tendineux, à proximité de l'insertion du multifide dont il longe le bord ventral en franchissant deux espaces intervertébraux et s'insère sur le bord dorsal d'un fin tendon reliant obliquement d'arrière en avant et de haut en bas le bord antéro-latéral de l'aile post-zygapophysaire au bord postéro-latéral de l'aile pré-zygapophysaire de la même vertèbre.

Lorsqu'on a désinséré cette portion de l'interarticulaire supérieur, on trouve deux courts faisceaux, l'un unissant le tendon oblique d'arrière en avant du bord postéro-latéral de l'aile post-zyga-

Source : MNHN, Paris

pophysaire précédente où il naît par un court tendon en un point situé ventralement par rapport à la limite ventrale de l'insertion crâniale du multifide, l'autre unissant le bord antéricur de l'aile pré-zygapophysaire suivante à la face ventrale du tendon oblique (fig. 43). Ces faisceaux, et en particulier le plus dorsal, inséré sur l'aile post-zygapophysaire, correspondent aussi à l'interarticulaire supérieur. Le tendon oblique constitue donc une armature pour un faisceau inter-articulaire complexe comprenant deux chefs et cinq insertions sur quatre vertèbres différentes.

Cette disposition bicipitale est exactement conforme à celle décrite par Mosauer sous le nom erroné de « *m. digastricus* », caractéristique selon cet auteur du type colubride. Quand on compare avec *Coluber* (Gasc 1967 c, fig. 37) on peut noter deux différences seulement : d'une part la brièveté du chef ventral (ou latéral), d'autre part l'insertion du chef dorsal (ou médial) sur le tendon oblique et non pas sur le même tendon que le chef ventral. Nous reviendrons plus en détail sur ce muscle auquel on a voulu à tort attacher une importance discriminative.

La couche moyenne, représentée par le muscle épineux (*m. spinalis*) s'insère également sur l'arc tendineux dorso-ventral. Ses fibres naissent sur la face latérale de la branche dorsale de cet arc pour les plus courtes, de la portion convexe d'un arc plus postérieur pour les plus longues. Elles se terminent sur le tendon commun au demi-épineux.

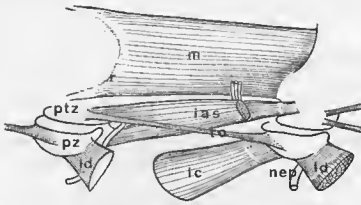

FIG. 43. — *Chondropython viridis*. Rapports musculo-squelettiques dans la région zygapophysaire ; a.n., arc neural ; i.a.s., interarticulaire supérieur ; l.c., élévateur de la côte (origine) ; l.d., long dorsal (origine) ; m., multifide ; n.ep., nerf épisomatique (rameau rachidien dorsal) ; pz., aile prézygapophysaire ; ptz., aile post-zygapophysaire ; ssp., tendon ventral de l'arc de l'épineux et demi-épineux ; t.o., tendon zygapophysaire oblique.

Le muscle demi-épineux (*m. semi spinalis*) naît sur la branche ventrale de l'arc tendineux. Il prend une direction oblique et converge dorsalement vers le tendon plat commun avec le muscle précédent. Ce tendon est fixé ventralement au niveau de la réunion des deux muscles par une large bride aponévrotique qui s'épanouit en éventail et gagne le bord supéro-latéral de trois ailes post-zygapophysaires successives [1]. Il franchit obliquement d'arrière en avant et de bas en haut quatre espaces intervertébraux et s'attache à l'angle postéro-dorsal d'une neurépine.

L'ensemble du système compris entre l'arc tendineux postérieur et le tendon plat antérieur couvre neuf espaces intervertébraux.

Système du long dorsal (*m. longissimus dorsi*).

Chaque faisceau du muscle long dorsal naît sur un processus pré-zygapophysaire par un court tendon maintenu ventro-latéralement par une bride aponévrotique à la surface dorsale de la côte du segment précédent. La portion charnue, franchissant vers l'avant cinq espaces inter-vertébraux, forme une lame verticale qui s'applique sur le faisceau précédent. Elle se prolonge par un tendon plat bifurqué en une branche médiale et une branche latérale ; la première franchit vers l'avant deux espaces

1. La juxtaposition de ces éventails aponévrotiques, qui se recouvrent partiellement d'avant en arrière, constitue la limite entre le système du transversaire épineux et le système du long dorsal.

Source : MNHN, Paris

intervertébraux et s'attache alors sur le bord dorsal de la neurépine, la seconde se fond dans le système tendineux étoilé dont le prolongement antérieur constitue l'origine d'un faisceau de l'ilio-costal. Un faisceau couvre treize espaces intervertébraux, l'innervation dépend du rameau médial de la branche épisomatique latérale. Elle a lieu au niveau du cinquième espace en partant de l'origine caudale.

Système de l'ilio-costal (*mm. iliocostalis et supracostalis dorsalis*).

Chaque faisceau élémentaire se présente sous la forme d'un muscle digastrique. Le ventre caudal constitue une lame charnue étroite naissant à partir d'un tendon étoilé lié à une côte par une bride, il franchit huit espaces intercostaux et atteint le tendon intermédiaire. Ce dernier s'étend sur deux espaces intercostaux. Il bifurque vers l'avant en deux portions, l'une mince, l'autre large. La première gagne la face latérale d'une côte au niveau de l'origine caudale d'un faisceau du muscle supracostal dorsal. La seconde constitue l'origine du ventre cranial de l'ilio-costal. Il est de plus fixé en son milieu à la deuxième côte franchie par une courte bride (fig. 44). Le ventre cranial couvre dix espaces intercostaux, et se termine par un tendon qui s'insère sur la face latérale d'une côte, entre un faisceau costo-cutané supérieur et l'insertion crâniale du supracostal dorsal (fig. 45).

Chacun des deux ventres est innervé à partir d'un nerf rachidien différent. Les deux nerfs distants l'un de l'autre de 6 segments (Gasc 1970 a) dépendent du rameau terminal de la branche latérale du nerf épisomatique. L'innervation du ventre caudal s'effectue au niveau du cinquième espace intercostal. Celle du ventre cranial dès son origine sur le tendon intermédiaire. Vingt espaces intercostaux sont franchis par un faisceau de l'ilio-costal.

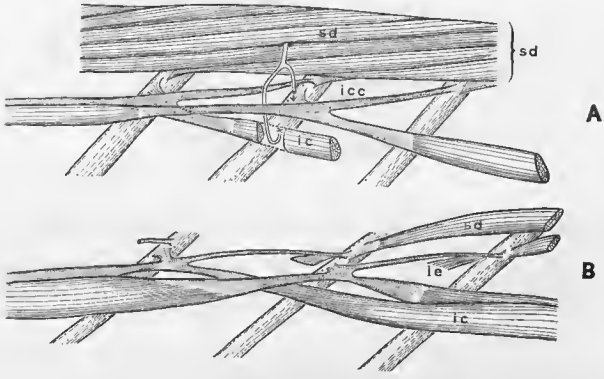

FIG. 44. — *Chondropython viridis*. Le muscle ilio-costal. A, rapports du tendon intermédiaire avec le muscle supracostal dorsal, et distribution de la double innervation. B, disposition du tendon intermédiaire étoilé, et mode de recouvrement inversé des portions crâniale et caudale.

ic., portion crâniale ; ico., portion caudale ; ie., attache de quelques fibres intercostales externes.

Le muscle supracostal dorsal, signalé chez le Python par Nishi (1919) n'a guère retenu l'attention. Il apparaît sous la forme d'un cordon d'aspect torsadé recouvert par l'ilio-costal. Chaque faisceau qui le compose naît sur la face latérale d'une côte, entre l'origine caudale et la bride de fixation

Source : MNHN, Paris

du tendon intermédiaire de l'ilio-costal, franchit vers l'avant sept espaces intercostaux et s'insère sur une côte par un fin tendon qui constitue la branche postérieure du complexe étoilé reliant le long dorsal à l'ilio-costal. Le trajet parcouru d'arrière en avant est donc très oblique. Chaque faisceau s'enroule autour des précédents pour gagner une insertion à peine plus proximale que l'origine.

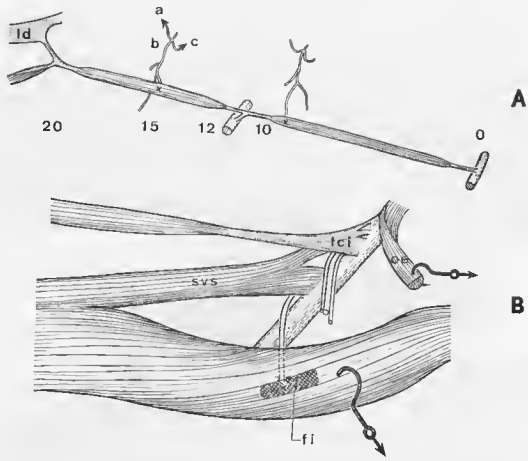

FIG. 45. — *Chondropython viridis*. Le muscle ilio-costal. A, représentation schématique de son trajet et de ses proportions ; B, rapports de son origine craniale avec le muscle supracostal ventral supérieur : limite superficielle entre épisome et hyposome.

a., branche nerveuse du nerf épisomatique gagnant le long dorsal ; b., branche innervant l'ilio-costal ; c., branche cutanée ; cut., branche cutanée du rameau médial du nerf hyposomatique ; f.i., faisceau du m. supracostal ventral innervé à ce niveau (il naît 5 espaces intercostaux plus crânialement) ; l.d., tendon cranial du long dorsal ; o.e., origine d'un faisceau de l'oblique externe superficiel (costo-cutané supérieur) ; s.v.s., muscle supracostal ventral supérieur (oblique externe profond) ; t.c.i., tendon cranial de l'ilio-costal.

Ces faisceaux sont innervés au niveau du quatrième espace intercostal en partant de l'origine caudale par un petit rameau se détachant de la branche latérale du nerf épisomatique au cours de la traversée du cordon musculaire torsadé par ce dernier (fig. 46).

Ce muscle appartient selon toute vraisemblance au système de l'ilio-costal ; sa présence constante chez les Boïdés constitue une énigme, puisqu'on ne retrouve cette couche supplémentaire que chez les Varans (*mm. supracostales dorsales breves* de Nishi 1919, *mm. serratoidei* de Smirnovsky 1930). Sa dénomination de supracostal laisse à désirer, principalement parce qu'elle assimile topographiquement ce muscle à deux muscles plus distaux, les supracostaux ventraux qui appartiennent à l'hyposome. Nous avons jugé préférable de ne pas introduire un nouveau terme, puisque l'adjectif dorsal, opposé à ventral, contient en substance la même notion qu'épisome.

Source : MNHN, Paris

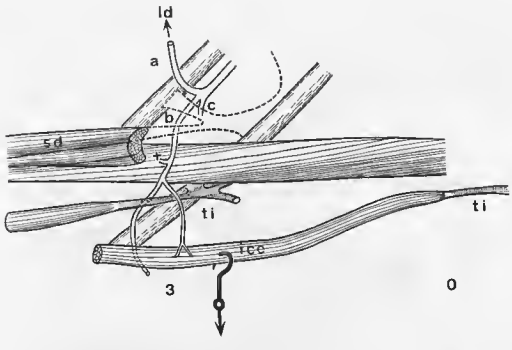

FIG. 46. — *Chondropython viridis*. Rapports musculo-squelettiques et distribution des branches du nerf épisomatique dans le tiers proximal des côtes. Vue latérale, côté droit ; a., branche nerveuse gagnant le muscle long dorsal ; b., branche nerveuse gagnant le muscle supracostal dorsal, et deux portions du muscle ilio-costal, appartenant chacun à des faisceaux séparés par 6 espaces intervertébraux ; c., branche nerveuse montant le long du tendon caudal du muscle ilio-costal et gagnant le tégument ; i.c.c., portion caudale d'un faisceau de l'ilio-costal ; l.d., vers le long dorsal ; s.d., muscle supracostal dorsal ; t.i., tendon intermédiaire du muscle ilio-costal.

Musculature hyposomatique.

Masse médiale (face interne du gril costal).

transverse (*m. transversus abdominis*).

Cette couche très mince s'étend directement au-dessous du feuillet pariétal du péritoine. Elle comprend : une portion dorsale, dont les fibres obliques d'arrière en avant et de dedans en dehors forment une nappe tendue vers le milieu des côtes d'un espace intercostal à celui qui le précède ; une portion ventrale, constituée d'un éventail de fibres convergeant vers l'avant sur le milieu d'une côte. Il naît sur la moitié distale de la côte suivante et l'espace séparant l'extrémité de ces deux côtes. Les fibres des deux parties du transverse sont donc obliques en sens inverse, celles de la dorsale croisant les côtes, celles de la ventrale les longeant.

oblique interne (*m. obliquus internus*).

Il apparaît lorsqu'on a retiré le transverse. Les fibres, obliques d'arrière en avant dans le sens proximo-distal, recouvrent les côtes en les croisant. Au niveau de la limite entre les deux parties du muscle transverse (ce qui correspond en vue externe à la limite entre le supracostal dorsal et l'ilio-costal), on trouve une succession régulière de tendons partageant en deux zones la couche de l'oblique interne ; à la surface de la zone distale (fig. 46) court librement le rameau médial de la branche rachidienne ventrale alors qu'il est masqué par la zone proximale. L'oblique interne comprend en effet :

— une portion proximale (*obliquus internus dorsalis*), constituée de faisceaux épais à bords parallèles qui unissent la ligne médio-ventrale d'une vertèbre à une côte, cinq espaces intercostaux

Source : MNHN, Paris

plus en avant, à ce niveau se situent les courts tendons dont la succession dessine le partage entre les deux zones ;

— une portion distale (*obliquus internus ventralis*), constituée de faisceaux très minces, prenant le relais des faisceaux précédents en unissant chaque côte à l'extrémité de son homologue, cinq espaces intercostaux plus en avant.

L'une et l'autre des portions sont innervées par un court rameau à direction ventrale issu de la branche médiale du nerf hyposomatique qui se prolonge jusqu'à l'extrémité de la côte.

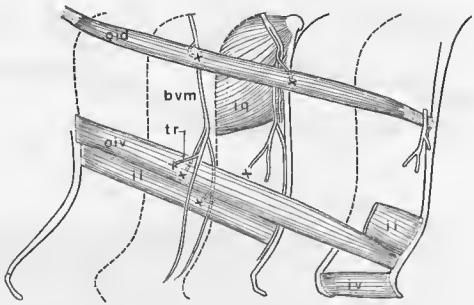

Fig. 47. — *Chondropython viridis*. Musculature hyposomatique. Région post-cardiaque, vue interne du côté gauche. Couches de l'oblique interne et des intercostaux internes. Représentation semi-schématique, les côtes étant supposées ramenées dans un plan.
b.v.m., branche médiale du rameau nerveux ventral ; i.i., intercostal interne ; i.q., intercostal externe quadrangulaire ; i.v., intercostal ventral ; o.i.d., faisceau dorsal de l'oblique interne ; o.i.v., faisceau ventral de l'oblique interne ; tr., rameau nerveux gagnant le transverse, ici retiré.

Dans la sous-région pré-cardiaque, l'oblique interne dorsal prend une forme quelque peu différente. Chaque faisceau charnu, fusiforme, naît sur la face latérale d'une hypapophyse, ici bien développée, traverse vers l'arrière et l'extérieur trois espaces intercostaux et se termine par un tendon fixé sur la face ventrale d'une côte six espaces intercostaux plus avant (fig. 48). Il en résulte un aspect différent de la paroi intérieure, qui présente une large zone tendineuse entre les deux zones charnues dorsale et ventrale.

intercostal interne (*m. intercostalis internus*).

L'intercostal interne ne se développe que dans la zone distale telle que nous l'avons définie plus haut. Il se présente sous forme de larges bandes de fibres musculaires franchissant trois espaces intercostaux, parallèlement aux fibres de l'oblique interne dorsal. La largeur et la longueur des faisceaux, ainsi que l'espace franchi, sont tels que cette couche, comme les précédentes d'ailleurs, constitue une paroi continue, à la manière des lattes jointives d'un parquet.

Chaque faisceau est innervé par un rameau indépendant de la branche médiale du nerf hyposomatique, plus dorsal que le précédent, atteignant l'extrémité de la côte. Ce rameau innerve également le faisceau unisegmentaire de l'intercostal ventral, tendu entre les processus cartilagineux, recourbés vers l'avant des extrémités costales.

Source : MNHN, Paris

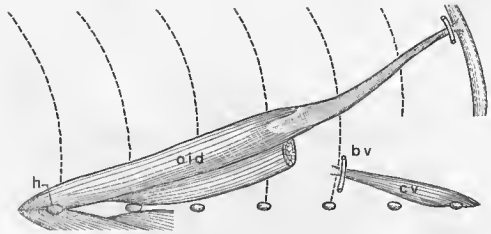

FIG. 48. — *Chondropython viridis*. Musculature hyposomatique. Région pré-cardiaque, vue interne de la portion proximale des côtes, côté droit.

b.v.m., branche médiale du rameau nerveux ventral ; c.v., faisceau costo-vertébro-costal ; h., extrémité ventrale de l'hypapophyse ; o.i.d., faisceau dorsal de l'oblique interne.

Masse sous-vertébrale (*m. subvertebralis*).

Dans la sous-région post-cardiaque la masse sous-vertébrale est remplacée par un fort cordon fibreux continu.

Masse latérale.

intercostal externe (*m. intercostalis externus*).

Cette couche se caractérise uniquement chez *Chondropython* par sa différenciation médiale. On trouve selon le schéma tout à fait classique :

— un faisceau costo-vertébro-costal (*m. costo-vertebro-costalis*), qui prend son origine tendineuse sur la face ventrale d'une tête costale, gagne par ses fibres charnues la région parapophysaire et s'attache à la fois sur la côte et la vertèbre suivante ; la branche latérale du nerf hyposomatique le croise sur sa face latérale ;

— un faisceau tubercule-costal (*m. tuberculo-costalis*) dorsal par rapport à la branche latérale du nerf hyposomatique unissant le processus tuberculiforme d'une côte à la face antérieure du massif capitulaire de la côte suivante.

Médialement encore, les fibres proprement intercostales constituent un muscle intercostal « quadrangulaire » (*m. intercostalis quadrangularis*) qu'aurait été plus correct de nommer traingulaire puisqu'il s'étend en éventail de la face postéro-ventrale d'une tête costale à la face antérieure de tout le tiers proximal de la côte suivante (fig. 49).

Dans le reste distal de l'espace intercostal, la couche musculaire continue comprend des fibres obliques de haut en bas et d'avant en arrière. Entre la limite de l'intercostal quadrangulaire et de la masse distale indifférenciée émerge le gros nerf cutané issu du rameau médial du nerf hyposomatique, se distribuant au muscle costocutané supérieur et à la peau du flanc (fig. 49).

oblique externe (*mm. levator costae, supracostales ventrales superior* et *inferior, costocutanei superior et inferior*).

La couche de l'oblique externe se subdivise en deux nappes superficielle et profonde. Cette dernière comprend :

— l'élévateur de la côte, naissant par un tendon sur un processus pré-zygapophysaire et s'épanouissant vers l'arrière sur le tiers proximal de la côte du segment suivant. Il se superpose ainsi à peu

Source : MNHN, Paris

près complètement au muscle intercostal quadrangulaire. Son innervation s'effectue par deux petits rameaux issus de la branche latérale du nerf hyposomatique (fig. 48) au voisinage de chacun de ses deux bords.

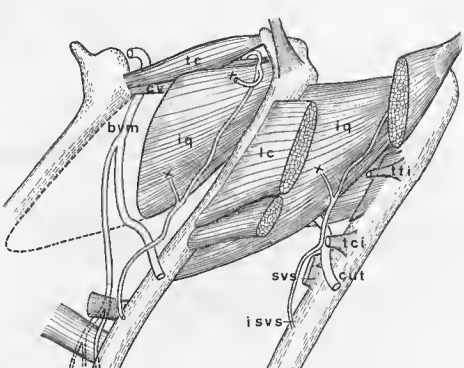

Fig. 49. — *Chondropython viridis*. Rapports musculo-squelettiques dans la région proximale des côtes. Vue latérale côté droit ; l'espace intercostal est ici légèrement accru pour rendre la figure plus lisible, et les côtes sont représentées en position protractée.

b.v.m., branche médiale du rameau nerveux ventral (nerf hyposomatique) ; c.v., faisceau costo-vertébro-costal ; cut., nerf cutané ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire (portion proximale de l'intercostal externe) ; i.s.v.s., nerf gagnant un faisceau du muscle supracostal ventral supérieur ; l.c., muscle élévateur de la côte ; p.t., processus tuberculiforme ; s.v.s., origine du faisceau supérieur du muscle supracostal ventral ; t.c., faisceau tuberculo-costal ; t.o.i., tendon cranial d'un faisceau du muscle ilio-costal ; t.t.i., attache costale du tendon intermédiaire du muscle ilio-costal.

— les muscles supracostaux ventraux qui comprennent deux parties séparées par un liseré tendineux longitudinal formé par la succession des origines des faisceaux de la portion dorsale. En effet, cette dernière est constituée d'étroits faisceaux rubannés accolés se superposant d'avant en arrière Chacun naît sur une côte par un fin tendon de la longueur d'un espace intercostal, puis se poursuit par des fibres charnues jusqu'à la douzième côte en avant de l'origine. Le trajet légèrement oblique d'arrière en avant et de bas en haut, conduit les fibres jusqu'au niveau de l'insertion crâniale de l'ilio-costal (fig. 45). L'innervation par un rameau issu de la branche hyposomatique latérale s'effectue au niveau de la cinquième côte.

Dans la portion ventrale, les faisceaux entièrement charnus naissent au voisinage de l'extrémité osseuse des côtes, franchissent vers l'avant onze espaces intercostaux et s'attachent à la côte suivante (fig. 50). L'innervation se fait au niveau du cinquième espace par un rameau nerveux issu de la branche hyposomatique médiale perforant la couche intercostale externe (fig. 51).

Source : MNHN, Paris

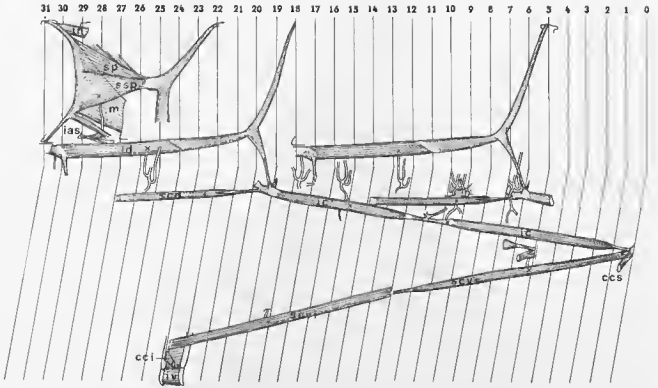

Fig. 50. — *Chondropython viridis* (Pythoninés). Diagramme plan schématisant les rapports entre les principaux éléments épisomatiques et hyposomatiques externes, et leur innervation. Vue latérale droite.

c.o.i., muscle costo-cutané inférieur ; c.c.s., muscle costo-cutané supérieur ; i.a.s., muscle interartioulaire supérieur ; i.c., muscle ilio-costal ; in., muscle interneural ; i.v., muscle intercostal ventral ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; s.c.d., muscle supracostal dorsal ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral inférieur ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur.

La nappe superficielle de l'oblique externe constitue la liaison entre les gaines musculaires et la gaine tégumentaire. Ici son développement est moyen. Chacun des faisceaux du muscle costo-cutané supérieur (*m. costocutaneus superior*) s'attache sur une côte, recouvre le tendon d'insertion cranial de l'ilio-costal, les fibres étant parallèles à la côte (fig. 44). Le gros nerf cutané issu de la branche hyposomatique médiale suit la face interne du faisceau qu'il innerve pour gagner le derme en même temps que lui un peu obliquement vers l'arrière. Le muscle costo-cutané inférieur (*m. costocutaneus inferior*) unit l'extrémité osseuse des côtes à la face interne du rebord latéral des écailles ventrales ; chaque faisceau est oblique vers l'avant et de haut en bas (fig. 50, 52).

Cylindrophis rufus (Aniliidés).

Il s'agit d'un des deux genres asiatiques de cette petite famille aux mœurs souterraines. Comme le « rouleau » (*Anilius scytale*) sud-américain, cet animal a la forme d'un cylindre décoré de bandes transversales alternativement sombres et claires dont les deux extrémités sont l'une obtuse, c'est la tête, l'autre pointue, c'est la queue. L'exemplaire disséqué mesurait 395 mm, la queue (11 mm) ne représentant que 2,8 % de la longueur totale. Les écailles, lisses et assez grandes, ont un contour hexagonal, légèrement étiré dans le sens transversal, sont identiques sur toutes les faces du corps : il n'y a pas de gastrostèges différenciées.

De chaque côté de la fente anale un minuscule ergot fait saillie, il s'agit de l'extrémité d'un appendice pelvien vestigial. La colonne précloacale comprend 194 vertèbres, la région cloacale 4, la queue moins de 10. Les hypapophyses sont bien développées jusqu'à V_{39}, où se situe le cœur.

Source : MNHN, Paris

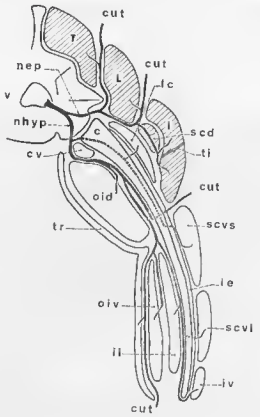

Fig. 51. — *Chondropython viridis* (Boïdés). Coupe transversale schématique dans le tronc. Distribution de l'innervation aux masses musculaires. Le secteur épisomatique est hachuré.

c., côte ; cut., branches cutanées ; e.v., muscle costo-vertébro-costal ; l., muscle ilio-costal ; i.e., muscle intercostal externe ; i.i., muscle intercostal interne ; i.v., muscle intercostal ventral ; l., muscle long dorsal ; l.c., muscle élévateur des côtes ; n.ep., nerf épisomatique ; n.hyp., nerf hyposomatique ; o.i.d., muscle oblique interne, portion dorsale ; o.i.v., muscle oblique interne, portion ventrale ; s.c.d., muscle supracostal dorsal ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral, portion inférieure ; s.c.v.d., muscle supracostal ventral, portion dorsale ; T., ensemble du muscle transversaire épineux ; tr., muscle transverse ; v., vertèbre.

La musculature cutanée, dont les fibres sont longitudinales est très développée sur tout le pourtour du corps. Après avoir dépouillé l'animal on découvre un emballage aponévrotique limité à la portion épisomatique, et un cordon de tissu lâche s'étendant sur la ligne médio-dorsale. Sous le revêtement aponévrotique, les parties tendineuses du transversaire épineux, habituellement très visibles, sont à peine apparentes ; ce qui rend les premiers stades de la dissection difficiles.

Musculature épisomatique.

Système du transversaire épineux (mm. interarcualis, multifidus, interarticularis superior, spinalis, semispinalis).

En raison de l'absence de neurépine, les deux cordons antimères sont affrontés par leurs faces médiales. Cette absence à peu près totale de neurépine réduit le volume des muscles interneuraux (*m. interarcualis*). Chacun des muscles se présente comme une nappe de fibres tendues entre la totalité du bord postérieur d'un arc neural (sur la face médiale) et la face latéral de l'arc suivant, laissant libre une frange postérieure de cet arc.

Source : MNHN, Paris

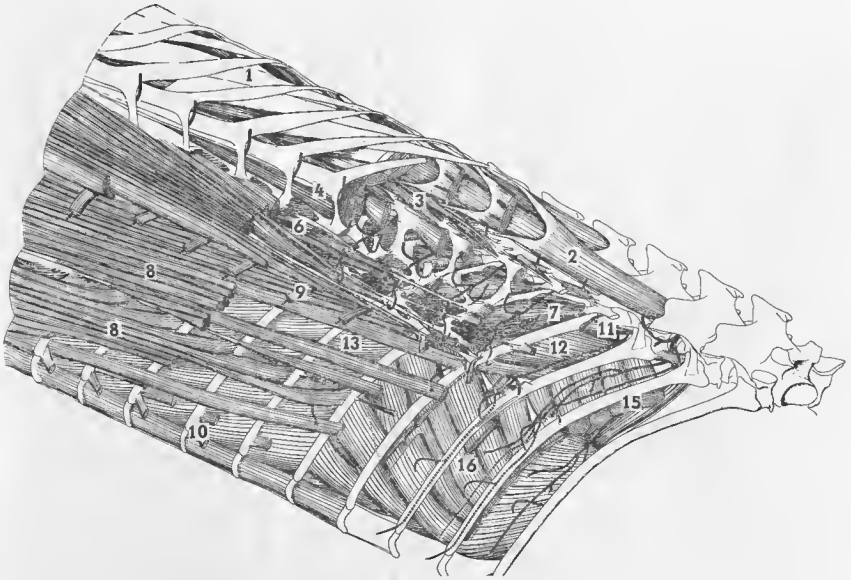

FIG. 52. — *Chondropython viridis* (Boidés). Diagramme en perspective de l'organisation musculo-squelettique.

Musculature épisomatique ; 1, cordon des muscles épineux et du demi-épineux ; 2, muscle multifide ; 3, muscle interarticulaire supérieur ; 4, cordon du muscle long dorsal ; 5, cordon du muscle ilio-costal ; 6, muscle supracostal dorsal.

Musculature hyposomatique : 7, muscle élévateur de la côte ; 8, muscle supracostal ventral ; 9, muscle costocutané supérieur ; 10, muscle costocutané inférieur ; 11, muscle tuberculo-costal ; 12, muscle intercostal quadrangulaire ; 13, nappe du muscle intercostal externe ; 14, muscle intercostal ventral ; 15, muscle oblique interne, portion dorsale ; 16, muscle oblique interne, portion ventrale.

Source : MNHN, Paris

Le multifide (*m. multifidus*) constitue, par le groupement de faisceaux successifs, un cordon musculaire dorsal, chaque faisceau naît par un fin tendon sur le bord postérieur du sommet de l'arc neural, et décrit vers l'avant et vers le bas un trajet faiblement oblique. Il s'attache sur le tiers moyen du bord postérieur d'une aile neurale. Les fibres profondes sur la troisième, les superficielles sur la quatrième.

L'interarticulaire supérieur (*interarticularis superior*) comporte deux chefs. Il naît sur le bord postérieur d'une aile post-zygapophysaire, un peu au-dessus de l'articulation, et se divise, face à l'articulation intervertébrale suivante, en deux ventres. Selon la disposition typique, le rameau nerveux se distribuant aux différentes couches du transversaire épineux passe à la base de la bifurcation des fibres musculaires. Le ventre latéral (ventral) gagne le bord latéral de l'aile post-zygapophysaire suivante. Le ventre médial (dorsal) poursuit un trajet presque longitudinal, devient tendineux, et s'attache à la surface dorsale de l'aile post-zygapophysaire de la troisième vertèbre en arrière de l'origine. La succession des faisceaux de l'interarticulaire supérieur constitue un cordon musculaire parallèle à celui du multifide.

Le muscle épineux (*m. spinalis*) ne paraît pas distinct du muscle demi-épineux (*m. semi spinalis*). Ce dernier, en effet, révélé par son tendon cranial qui se fixe sur le rudiment de neurépine, franchit sous cette forme tendineuse sept espaces intervertébraux puis s'épanouit en une masse charnue, à fibres hélicoïdales, qui déborde latéralement sur le cordon du long dorsal. Il plonge ensuite pour se fixer sur l'arc neural de deux vertèbres successives, à la limite supérieure du ventre médial de l'interarticulaire supérieur, certaines fibres adhérant alors au tendon caudal de ce muscle. Ces fibres, les plus dorsales, pourraient représenter le muscle épineux dont l'insertion aurait glissé ventralement par suite de l'absence de neurépine.

Tous les points de nos observations sont en complète contradiction avec les schémas publiés par Auffenberg (1961, 1966), et nous ne voyons pas quels rapports entre ces deux interprétations peuvent expliquer leur contradiction.

Système du long dorsal (longissimus dorsi).

Le muscle long dorsal présente une disposition tout à fait ordinaire. Ses faisceaux charnus naissent caudalement à partir de trois processus pré-zygapophysaires successifs, et franchissent sept espaces intervertébraux au maximum. Ils se terminent par un tendon bifurqué parfaitement transparent dont la branche dorsale vient se fondre dans l'enveloppe aponévrotique recouvrant le cordon du transversaire épineux, la brauche ventrale sert d'insertion à l'ilio-costal. L'ensemble forme une masse charnue épaisse rejetée dorsalement en raion de l'absence de neurépine. La face dorsale du tronc est ainsi occupée par les deux cordons antimères du transversaire épineux auxquels viennent s'appliquer latéralement les cordons du long dorsal.

Système de l'ilio-costal (m. ilio-costalis).

L'ilio-costal apparaît sous la forme d'un cordon uniformément charnu, sans trace de tendon intermédiaire. En effet, chaque faisceau riche en fibres né sur la branche latérale du tendon cranial du long dorsal, franchit sans interruption sept espaces intercostaux seulement et s'insère sur un tendon en nappe qui gagne une côte au niveau du muscle costo-cutané supérieur. Ce tendon s'étend également en direction dorsale au-dessus du muscle élévateur de la côte jusqu'à la région proximale de la côte suivante (fig. 53). Les faisceaux successifs, simplement juxtaposés sans qu'il y ait reconvrement complexe par un trajet hélicoïdal, montrent la disposition simple rencontrée chez certains Sauriens (Gasc 1967 c, fig. 20 et 21).

On peut remarquer que son mode d'attache sur la côte et ses rapports avec l'élévateur de la côte n'est pas sans rappeler la disposition en étoile du tendon intermédiaire décrite chez *Chondropython*, d'ailleurs générale chez les Boïdés. Ceci conduirait à penser que l'ilio-costal est ici réduit à son ventre caudal, son insertion craniale indiquant la coalescence du tendon intermédiaire et du tendon cranial en une seule nappe.

Le système de l'ilio-costal ne présente pas chez *Cylindrophis* de différenciation supracostale (*m. supracostalis dorsalis*).

Source : MNHN, Paris

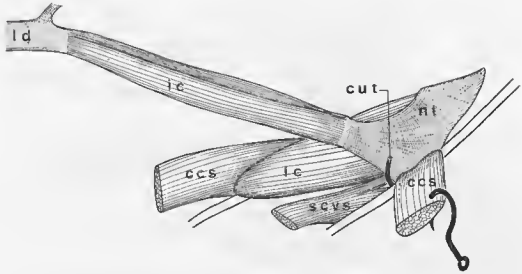

Fig. 53. — *Cylindrophis rufus* (Aniliidés). Rapports d'un faisceau de l'ilio-costal.
c.c.s., muscle costo-cutané supérieur ; cut., rameau cutané de la branche hyposomatique médiale ; i.c., ilio-costal ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., tendon crânial du long dorsal ; n.t., nappe tendineuse d'insertion de l'ilio-costal ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur.

Musculature hyposomatique.

Masse médiale.

La masse médiale peu épaisse ne présente aucune caractéristique notable. Comme chez *Chondropython*, l'oblique interne dorsal est beaucoup plus épais dans la sous-région pré-cardiaque, chaque faisceau venant se fixer par un tendon postérieur sur les faces latérales d'une hypapophyse.

Masse sous-vertébrale.

La masse sous-vertébrale se réduit au niveau du tronc à un tendon plat courant sur la face ventrale des vertèbres.

Masse latérale.

La masse latérale constitue chez *Cylindrophis* la partie la plus remarquable de la musculature hyposomatique (fig. 54). La couche intercostale externe se différencie proximalement en muscles tubercule-costal, costovertébro-costal. Distalement, la couche intercostale proprement dite est relativement épaisse, noyant complètement les côtes grêles, qui font ainsi figure de simples inscriptions tendineuses. Entre les extrémités recourbées vers l'avant des côtes sont tendus les faisceaux intercostaux ventraux (= *m. intercartilaginosi* Mosauer).

L'oblique externe profond (*mm. levator costae, supracostales ventrales superior* et *inferior*), en raison de la richesse en fibres de ces deux parties séparées par un interligne et de la forme particulière des faisceaux, constitue une couche épaisse. Les faisceaux de la partie supérieure (*m. supra-costalis ventralis superior*) s'attachent crânialement par des fibres charnues sur le bord postérieur d'une côte, à proximité de l'insertion crâniale de l'ilio-costal, quelques-unes de leurs fibres gagnant même ce tendon. Le nerf cutané latéral sort entre ces dernières et le reste du faisceau (fig. 54). La nappe musculaire tend à se disposer radialement, décrivant ainsi une demi-hélice, puis reprend une position tangentielle et s'attache au bord postérieur de la côte située six espaces intercostaux en arrière. Elle reçoit son innervation au niveau du 3e espace intercostal par un nerf passant entre l'élévateur de la côte et l'intercostal quadrangulaire.

Source : MNHN, Paris

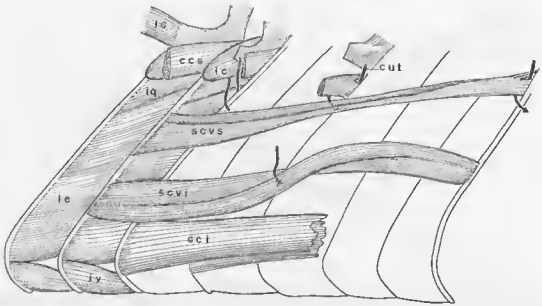

FIG. 54. — *Cylindrophis rufus* (Aniliidés). Musculature hyposomatique latérale.
c.c.i., muscle costo-cutané inférieur ; c.c.s., muscle costo-cutané supérieur ; cut., nerf cutané latéral ; i.c., faisceau de l'ilio-costal ; i.e., muscle intercostal externe ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; l.c., muscle élévateur de la côte ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral inférieur ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur.

La partie inférieure (*m. supracostalis ventralis inferior*) est de même entièrement charnue. Les faisceaux franchissent 6 espaces intercostaux depuis leur origine sur le bord postérieur d'une côte. Ils décrivent un trajet hélicoïdal, les fibres les plus dorsales à l'origine venant s'insérer le plus ventralement. L'innervation s'effectue à partir d'un rameau issu du quatrième espace intercostal vers l'arrière.

L'oblique externe superficiel (*mm. costocutanei superior* et *inferior*) établit la liaison entre l'ensemble musculo-squelettique axial et la gaine périphérique musculo-tégumentaire. Les muscles costo-cutanés supérieur et inférieur sont constitués de larges faisceaux rubannés à direction longitudinale. Ces premiers recouvrent, dès leur origine costale, le tendon cranial de l'ilio-costal et gagnent le tégument vers l'arrière ; les seconds naissent au voisinage de l'extrémité costale, au-dessous de l'origine caudale du supracostal ventral inférieur, et s'étendent vers l'avant en une nappe longitudinale.

2) *CENOPHIDIENS*

CERASTES CERASTES (Vipéridés).

La Vipère à cornes de l'erg est un animal trapu, lourd, de section presque semi-circulaire en raison des écailles ventrales, larges et planes sur lesquelles elle repose. Le tégument est fortement caréné sur toute la portion dorsale et les flancs, à l'exception de la rangée d'écailles adjacentes aux ventrales. Les carènes forment sept à huit lignes longitudinales sur le dos et une ligne ventro-latérale, alors que sur les flancs elles sont obliques de haut en bas et d'avant en arrière. Sur un animal femelle de 800 mm de long la queue ne mesure pas plus de 65 mm (environ 8 %) le poids est de 400 g. Le cœur se situe au niveau de la 43e des 148 vertèbres précloacales. Les deux espèces (*C. cerastes* et *C. vipera*) utilisent habituellement le déroulement latéral comme mode de locomotion sur le sable. Une fois dépouillée, cette vipère paraît relativement charnue ; la peau n'a que peu d'adhérence dans la région dorsale, dans la région ventro-latérale elle est unie à la masse musculo-squelettique par les faisceaux costo-cutanés.

Source : MNHN, Paris

L'épisome, dont les trois cordons sont bien visibles, représente plus de la moitié de la hauteur du corps dans la région moyenne du tronc. Il est responsable, par son épaisseur, de l'aspect cylindrique caractéristique, présentant même un léger méplat médian.

Le diagramme en perspective de la figure 61 donne une idée générale de l'organisation musculo-squelettique chez *Cerastes*.

Musculature épisomatique.

L'ensemble de l'épisome est enveloppé en surface par une très fine aponévrose pigmentée dont les adhérences sont multiples. Alors qu'elle recouvre la branche médiale du tendon cranial du muscle long dorsal dirigée vers la ligne médio-dorsale, elle envoie des adhérences au tendon de passage entre le long dorsal et l'ilio-costal, et, par une cloison radiale, enveloppe la face latérale du cordon transversaire. Cette cloison se détache au-dessous de la ligne reliant les points de passage de la branche médiale du tendon cranial du long dorsal au-dessus du cordon transversaire : par conséquent, ce tendon adhère aussi à la membrane et en est solidaire à ce niveau.

Système du transversaire épineux.

Les muscles interneuraux (*m. interarcualis*) dorment une couche épaisse unissant par des fibres longitudinales les arcs neuraux successifs depuis la base de la neurépine jusqu'à l'extrémité des ailes zygapophysaires.

Les fibres du multifide (*m. multifidus*), selon leur disposition typique, naissent par une frange tendineuse sur le bord postérieur de l'arc neural, y compris la base de la neurépine mais à l'exclusion

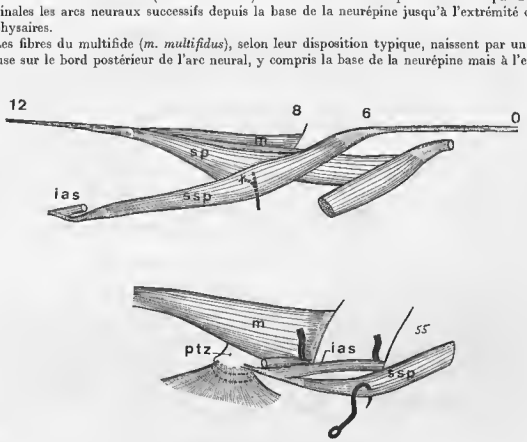

Fig. 55. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Musculature épisomatique ; rapports musculo-squelettiques des éléments du transversaire épineux.

i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; m., muscle multifide ; p.t.z., post-zygapophyse ; sp., muscle épineux ; ssp., muscle demi-épineux.

Sur l'articulation zygapophysaire se fixe la cloison tendineuse réparant le cordon du transversaire épineux de celui du long dorsal.

Source : MNHN, Paris

de l'extrémité de l'aile post-zygapophysaire, et convergent vers l'arrière et le haut sur un tendon fixé à la face latérale du bord dorsal d'une neurépine ; six espaces intervertébraux sont ainsi couverts.

L'interarticulaire supérieur (*m. interarticularis superior*) est simple. Il naît sur l'extrémité latérale du bord postérieur d'une aile post-zygapophysaire, franchit vers l'arrière deux espaces intervertébraux et s'attache sur le tendon caudal d'un faisceau du demi-épineux ; ce fin tendon gagne le bord antéro-latéral d'une aile post-zygapophysaire. Le rameau nerveux se distribuant aux divers éléments du transversaire passe entre les origines caudales du multifide et de l'interarticulaire supérieur (fig. 55).

Le tendon d'origine caudale du muscle épineux (*m. spinalis*) naît sur la face latérale du bord dorsal d'une neurépine où convergent les fibres du multifide. Les fibres charnues se partagent en deux faisceaux : le plus latéral fusionne avec un faisceau du demi-épineux après avoir traversé deux espaces intervertébraux, le médial croise par-dessous ce dernier et fusionne avec le faisceau demi-épineux précédent.

Enfin le muscle demi-épineux (*m. semi spinalis*) est constitué de faisceaux qui naissent caudalement par le tendon fin décrit plus haut, sur le bord antéro-latéral d'une aile post-zygapophysaire. Fusiforme, il franchit obliquement vers l'avant et le haut quatre espaces intervertébraux, en recevant l'apport des fibres de l'épineux, puis se prolonge sur la ligne dorsale par un tendon qui couvre six espaces interneuraux avant de s'attacher sur l'extrémité de la neurépine. L'ensemble des portions tendineuses du demi-épineux constitue un cordon dorsal enclos dans une gaine.

Système du long dorsal (*m. longissimus dorsi*).

L'origine caudale des faisceaux du long dorsal s'étend largement dans le sens dorso-ventral : les fibres dorsales se fixent sur le bloc pré-zygapophysaire, tandis que les plus ventrales s'attachent sur une lame tendineuse, elle-même liée à ce bloc. Cette lame se prolonge vers l'arrière où elle reçoit les fibres craniales du faisceau unisegmentaire de l'interarticulaire inférieur, et vers l'avant où naissent les fibres caudales du faisceau précédent du même muscle (fig. 56). Le faisceau ainsi constitué ayant la forme d'un ruban épais franchit vers l'avant cinq espaces intercostaux et se termine par le classique tendon hifurqué dont la branche dorsale gagne la ligne médiane par dessus le cordon transversaire tandis que la branche latérale se poursuit par un faisceau de l'ilio-costal (fig. 60). Une bride tendineuse oblique vers l'arrière et en dedans croisant par sa face dorsale le paquet vasculo-nerveux destiné à l'ilio-costal, unit cette branche à la face ventrale du massif pré-zygapophysaire (fig. 56). Chaque faisceau du long dorsal est innervé au niveau du troisième espace par un rameau se détachant du nerf épisomatique et montant en direction dorsale le long de la paroi latérale du cordon du long dorsal dans lequel il pénètre à mi-hauteur. Le filet nerveux se divise ensuite en ramuscules se dispersant sur la face médiale du faisceau.

Système de l'ilio-costal (*m. iliocostalis*).

Le cordon de l'ilio-costal est épais et divisé longitudinalement par la ligne discontinue des tendons intermédiaires. Chaque faisceau naît caudalement à partir de la branche latérale du tendon cranial du long dorsal, qui, comme nous l'avons signalé plus haut, est relié par une bride au plancher tendineux prolongeant le processus pré-zygapophysaire (fig. 56). Le faisceau charnu, au cours de son trajet vers l'avant, s'aplatit et se dispose radialement, en recouvrant le précédent. Il franchit alors dix espaces intercostaux et se termine par le court tendon plat intermédiaire. De même le faisceau cranial couvre lui aussi dix espaces intercostaux avant de se fixer par un tendon fin sur une côte (fig. 56). Le nombre total de segments franchis par chaque unité de l'ilio-costal est de 21. Il n'existe pas d'adhérence costale au niveau du tendon intermédiaire.

Chaque ventre des faisceaux reçoit un rameau nerveux très fin. Pour le ventre caudal, le rameau gagne le bord ventral de la lame charnue et s'engage sur sa face médiale pour plonger immédiatement dans le muscle, un espace intercostal en arrière du tendon intermédiaire. Le ventre cranial reçoit son innervation d'un rameau courant en direction dorsale (sur la fig. 57 il se dirige vers le has puisque l'ensemble du cordon de l'ilio-costal est érigné latéralement pour montrer la face médiale) sur la face médiale du muscle. Ce rameau croise le nerf destiné à la portion caudale du segment précédent, puis s'infléchit

Source : MNHN, Paris

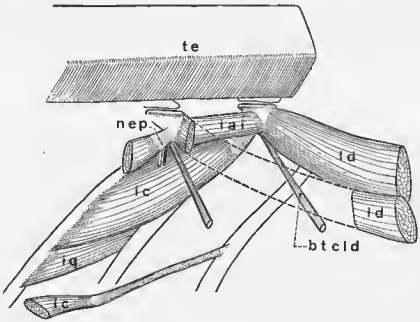

FIG. 56. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Région proximale des côtes. Rapports muscule-squelettiques.
b.tcld., bride unissant la région prézygapophysaire au tendon cranial d'un faisceau du long dorsal ; c., côte ; i.a.i., muscle interarticulaire inférieur ; i.c., tendon cranial du muscle ilio-costal ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; n.ep., nerf épisomatique ; t.c., cerden musculaire du transversaire épineux.

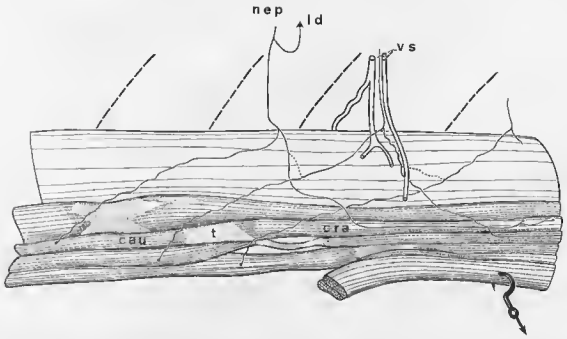

FIG. 57. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Innervation du muscle ilio-costal, face médiale. Un secteur du muscle est coupé et érigné vers l'extérieur.
cau., ventre caudal du muscle ilio-costal ; cra., ventre cranial du muscle ilio-costal ; l.d., nerf gagnant le muscle long dorsal ; n.ep., nerf épisomatique ; t., tendon intermédiaire du muscle ilio-costal ; v.s., vaisseaux sanguins segmentaires.

Source : MNHN, Paris

en direction craniale, gagne le bord ventral de la lame charnue, plonge progressivement sur la face médiale et pénètre dans le muscle trois intervalles costaux en avant du tendon intermédiaire. Il semble qu'une très petite anastomose existe entre ce nerf cranial et le nerf caudal du segment précédent, peu avant leur croisement. Toutefois les deux ventres d'un même faisceau sont innervés par un même nerf rachidien suivant le rapport 1/1 (cf. Gase 1967 c, fig. 25 et 1970 a).

Musculature hyposomatique.

Masse médiale.

La paroi interne est recouverte par une pariétopleure légèrement pigmentée. La disposition générale est frappante dans la région post-cardiaque en raison de la présence des cordons musculaires sous vertébraux faisant saillie à l'intérieur de la cavité du corps.

Dans la région pré-cardiaque les deux cordons antimères sont encastrés dans l'oblique interne, très épais à ce niveau.

Le transverse (*m. transversus abdominis*), surtout développé dans sa portion dorsale s'étend obliquement d'arrière en avant en une mince nappe depuis le bord latéral du cordon sous-vertébral jusqu'au milieu des côtes (niveau correspondant du côté externe au milieu du cordon supracostal ventral supérieur). Dans la moitié ventrale des côtes, le transverse se réduit à une membrane pigmentée contenant quelques fibres musculaires dans la région distale (fig. 58).

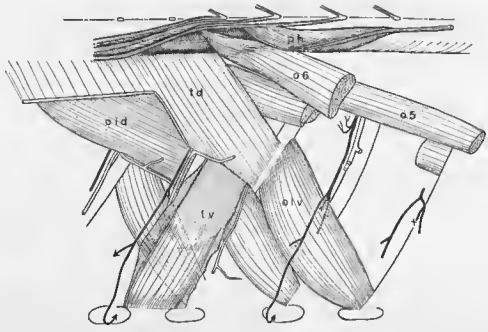

FIG. 58. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Musculature hyposomatique, vue interne, côté gauche.
c., côte ; h., hypapophyse ; o.i.d., muscle oblique interne, portion dorsale ; o.i.v., muscle oblique interne, portion ventrale ; p.h., muscle parapophyso-hypapophysaire ; r.m., rameau médial de la branche rachidienne ventrale ; t.d., muscle transverse, portion dorsale ; t.v., muscle transverse, portion ventrale ; 0-5, portion courte de l'oblique interne dorsal ; 0-6, portion longue de l'oblique interne dorsal.

L'oblique interne (*m. obliquus internus*) comprend une portion dorsale relativement épaisse, surtout dans la région pré-cardiaque, formée de faisceaux obliques d'arrière en avant et de dedans en dehors. Il naissent chacun sur la face antérieure de la base d'un processus parapophysaire, et s'attachent sur une côte cinq espaces intercostaux plus loin pour les dorsaux, six pour les ventraux ; chacun

Source : MNHN, Paris

de ces derniers recouvre partiellement de son bord caudal celui qui lui fait suite (fig. 58). Les deux couches sont innervées à partir du même rameau qui se distribue, quatre espaces intercostaux après l'origine caudale, d'abord dans la couche dorsale, puis, l'ayant perforée, dans la couche ventrale.

La portion ventrale, plus mince, constituée de lames larges et obliques d'arrière en avant dont les fibres naissent sur le bord antéro-ventral du tiers moyen d'une côte, franchit deux espaces intercostaux avant de converger sur l'extrémité costale (fig. 58).

Il n'y a pas d'intercostal interne distinct, à moins de considérer les faisceaux courts de l'oblique interne dorsal comme lui appartenant.

Masse sous-vertébrale (*m. parapophyso-hypapophyseus* = *m. transversohypapophyseus*).

Cette couche est développée tout le long du tronc chez les Vipéridés. Chaque faisceau naît caudalement sur le processus parapophysaire. Il décrit vers l'extérieur et le bas un trajet hélicoïdal qui l'amène à la surface du cordon musculaire en s'enroulant sur le précédent. Après avoir franchi trois espaces intervertébraux, il se poursuit par un tendon gagnant progressivement la ligne médio-ventrale où il s'attache sur la face latérale de l'extrémité d'une hypapophyse. Huit segments sont ainsi couverts (fig. 58).

Masse latérale.

Proximalement, les faisceaux individualisés montrent la disposition classique : costo-vertébro-costal (*m. costovertebrocostalis*) séparé du tuberculocostal (*m. tuberculocostalis*) par le rameau latéral du nerf hyposomatique, intercostal quadrangulaire (*m. intercostalis quadrangularis*) séparé de l'élévateur de la côte (*m. levator costae*) par le rameau latéral du nerf hyposomatique. La couche intercostale externe proprement dite est épaisse et distalement les cartilage discoïdaux qui terminent les côtes sont réunis par des faisceaux intercostaux ventraux.

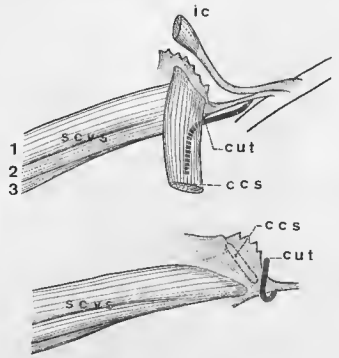

FIG. 59. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Région moyenne des côtes. Rapports des muscles supracostal ventral supérieur, costocutané supérieur et ilio-costal.

c., côte ; c.c.s., muscle costo-cutané supérieur ; cut., nerf cutané latéral ; i.c., tendon d'insertion crâniale du muscle ilio-costal ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur ; 1, 2, 3 et les 3 faisceaux du s.c.v.s.

Source : MNHN, Paris

La couche supracostale ventrale est relativement épaisse ; sa portion supérieure (m. *supracostalis ventralis superior*) constitue les deux tiers de la largeur dorso-ventrale, et comprend des fibres de longueur différente réparties en trois couches superposées. Les profondes franchissent vers l'arrière et le bas deux espaces intercostaux, les moyennes quatre à cinq, les superficielles six espaces. Le faisceau court profond se distingue des deux autres dès l'origine. Celle-ci a lieu sur une aponévrose radiale rattachée par une bride à une côte, près de l'insertion craniale d'un faisceau de l'ilio-costal. Les faisceaux de la portion inférieure (*m. supracostalis ventralis inferior*) franchissent cinq à six espaces intercostaux.

La couche superficielle de l'oblique externe est représentée par les muscles costo-cutanés. Le supérieur (m. *costocutaneus superior*) s'insère sur l'aponévrose radiale citée plus haut (fig. 59), en avant de l'origine craniale du faisceau supracostal ventral surpérieur, et gagne le derme vers l'arrière et le bas ; l'inférieur (*m. costocutaneus inferior*) s'attache sur la face latérale d'une extrémité costale et s'insère dans le derme, vers l'avant et le bas (fig. 60).

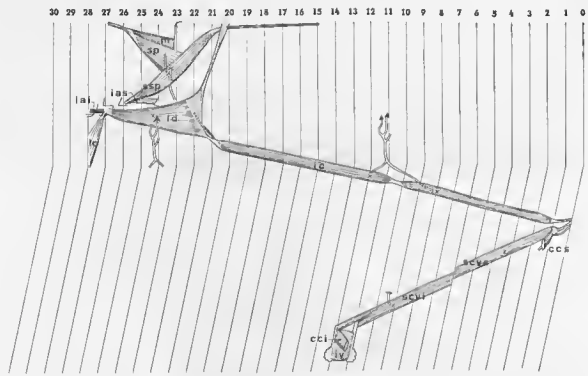

Fig. 60. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Diagramme plan représentant schématiquement les rapports des principaux éléments épisomatiques et hyposomatiques externes. Face latérale droite.

Xenodon merremii (Colubridés *s.l.*, Dipsadidés selon Underwood).

Cet animal sud-américain pose, ainsi que son congénère nord-américain *Heterodon*, un certain nombre de problèmes au systématicien. Nous verrons toutefois que les difficultés ont été créées en grande partie de toutes pièces en particulier par l'importance que prit tout à coup un caractère myologique isolé de tout contexte.

Xenodon est un serpent relativement commun. Nous avons pu disposer de plusieurs exemplaires fixés provenant du Brésil, et de deux exemplaires vivants capturés en Guyane française (*X. merremii* et *X. severus*). Il vit, semble-t-il, au voisinage de l'eau dans laquelle, ou plutôt à la surface de laquelle, il est capable de se déplacer avec une grande agilité. Lorsqu'on l'inquiète il écarte les côtes tout le long du corps, et non pas seulement dans la région antérieure comme le suggère le non anglais de « hooded snake », s'applatissant de façon spectaculaire contre le sol, puis se projette vers l'agresseur la gueule

Source : MNHN, Paris

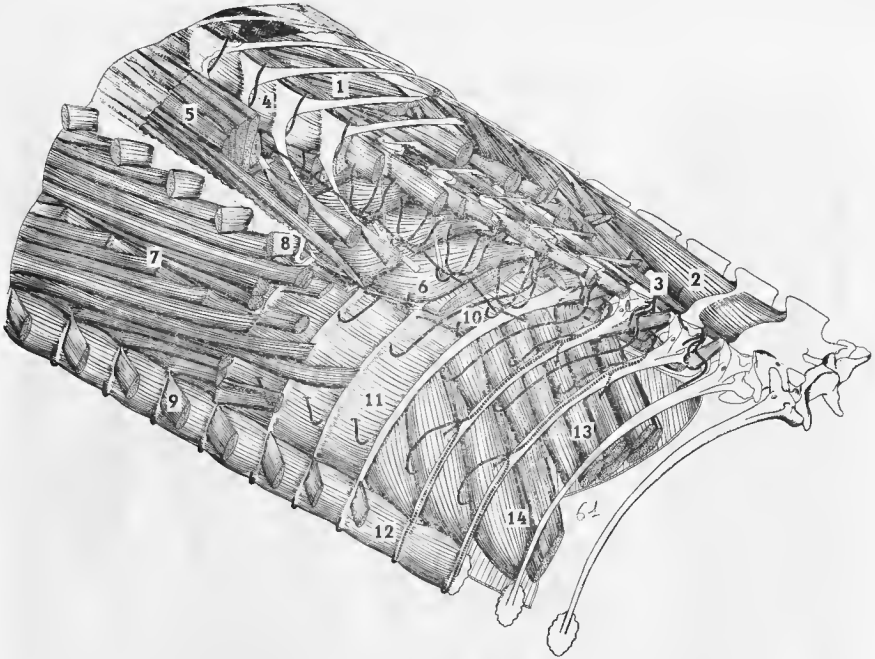

FIG. 61. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Diagramme en perspective de l'organisation musculo-squelettique.

Musculature épisomatique : **1**, cordon des muscles épineux et demi-épineux ; **2**, muscle multifide ; **3**, muscle interarticulaire supérieur ; **4**, cordon du muscle long dorsal ; **5**, cordon du muscle ilio-costal.

Musculature hyposomatique : **6**, muscle élévateur de la côte ; **7**, muscle supracostal ventral (portions supérieure et inférieure) ; **8**, muscle costo-cutané supérieur ; **9**, muscle costo-cutané inférieur ; **10**, muscle intercostal quadrangulaire ; **11**, nappe du muscle intercostal externe ; **12**, muscle intercostal ventral (= m. intercartilagineux) ; **13**, muscle oblique interne, portion dorsale ; **14**, muscle oblique interne, portion ventrale.

Source : MNHN, Paris

largement ouvert. Le plus grand spécimen dont nous avons pu disposer mesurait 1430 mm dont 65 mm pour la queue, celle-ci étant d'ailleurs mutilée.

Bien que le corps soit déprimé, les côtes longues et robustes, entrent en contact par leurs extrémités, ce qui s'explique par leur forte rétraction. La région précloacale comporte 139 vertèbres, le cœur est situé au niveau de la 34e suivie presque immédiatement par la pointe antérieure du foie; la portion post-cardiaque est dépourvue d'hypapophyses.

La peau se retire aisément et révèle une riche musculature sous-cutanée dans la région ventrale. Les écailles ventrales sont d'ailleurs très mobiles sur l'animal vivant.

La masse épisomatique est enveloppée par un tissu membraneux, à fibres obliques de bas en haut et d'arrière en avant. La ligne médio-dorsale est marquée par un puissant ensemble tendineux formant une large bande nacrée.

Musculature épisomatique.

Système du transversaire épineux.

Les fibres interneurales (*m. interarcualis*) forment une nappe peu épaisse entre la face médiale du bord postérieur d'un arc neural et la moitié antérieure de la face latérale de l'arc suivant, depuis la base de la neurépine jusqu'à l'extrémité de l'aile post-zygapophysaire (fig. 62).

Le muscle multifide présente l'aspect qui nous est à présent familier : un tendon caudal plat, né sur la face latérale du bord dorsal d'une neurépine, qui en s'élargissant se poursuit par une nappe charnue insérée sur l'arête postérieure d'une aile post-zygapophysaire. Les fibres ventrales franchissent cinq espaces intervertébraux, les dorsales quatre seulement (fig. 62).

L'interarticulaire supérieur (*m. interarticularis superior*) naît par un court tendon juste à côté de l'attache des fibres ventrales du multifide et du bord ventral tendineux de l'interneural. Le nerf

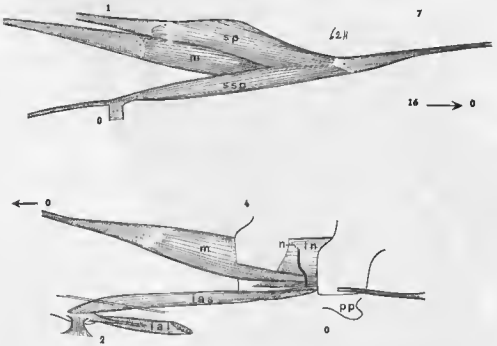

Fig. 62. — *Xenodon merremii* (Colubridés *s.l.*). Système du transversaire épineux. En haut, rapports du multifide, de l'épineux et du demi-épineux. En bas, rapports du multifide, interneural et interarticulaire supérieur. i.a.i., interarticulaire inférieur; i.a.s., interarticulaire supérieur; i.n., interneural; m., multifide; n., nerf du transversaire épineux; p.p., processus prézygapophysaire.

Source : MNHN, Paris

qui se distribue aux différents éléments du transversaire passe entre ces deux tendons (fig. 63). Les fibres franchissent vers l'arrière deux espaces intervertébraux. Elles sont partiellement interrompues par un tendon unissant obliquement d'arrière en avant et de haut en bas une aile post-zygapophysaire au processus pré-zygapophysaire de la même vertèbre. Il n'y a pas de ventre dorsal.

Sur la base large du tendon plat du multifide viennent s'insérer les fibres de l'épineux (*m. spinalis*) qui rejoignent le faisceau du demi-épineux après avoir couvert trois espaces intervertébraux.

Le demi-épineux (*m. semi spinalis*) n'est pas très différent de ce que nous avons décrit chez *Coluber* (Gasc 1967 c) : il naît de la branche médiale du tendon cranial du long dorsal et, près de l'origine des fibres charnues, se trouve retenu ventralement par une bride reliée à un processus pré-zygapophysaire. Le faisceau fusiforme franchit vers l'avant en direction dorsale six espaces intervertébraux, reçoit l'apport de l'épineux et se poursuit par un tendon gagnant progressivement la ligne médio-dorsale en s'attachant à une neurépine seize espaces intervertébraux plus loin.

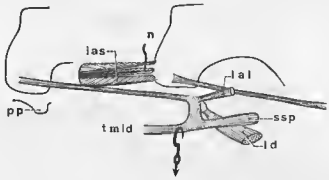

Fig. 63. — *Xenodon merremii* (Colubridés). Rapports musculo-squelettiques à la limite entre transversaire épineux et long dorsal.

l.a.i., origine du muscle interarticulaire inférieur ; i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; l.d., origine du muscle long dorsal ; p.p., processus prézygapophysaire ; ssp., origine du muscle demi-épineux ; t.m.ld., branche médiale du tendon cranial du muscle long dorsal.

Système du long dorsal (m. longissimus dorsi).

Chaque faisceau du long dorsal naît sur un processus pré-zygapophysaire par des fibres charnues, et s'étend vers l'avant sous la forme d'une nappe verticale franchissant trois espaces intervertébraux avant de se terminer par le tendon cranial bifurqué. La branche médiale de ce tendon ne dépasse pas dorsalement la limite du cordon transversaire, et se continue, comme nous l'avons dit plus haut, par un faisceau du demi-épineux (fig. 64). On doit remarquer que les rapports entre le long dorsal, l'interarticulaire inférieur (*m. interarticularis inferior*) et le tendon d'origine de l'élevateur de la côte (*m. levator costae*) sont en tous points identiques à ceux décrits chez *Coluber* — (voir Gasc 1967 c, fig. 37). L'interarticulaire inférieur naît caudalement très près du long dorsal, franchit trois espaces intervertébraux et s'insère cranialement sur la face postéro-dorsale du tendon d'origine de l'élévateur de la côte (fig. 64).

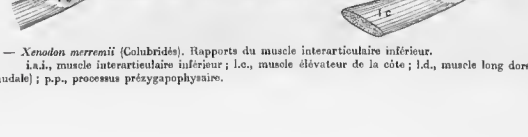

Fig. 64. — *Xenodon merremii* (Colubridés). Rapports du muscle interarticulaire inférieur.

i.a.i., muscle interarticulaire inférieur ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal (origine caudale) ; p.p., processus prézygapophysaire.

Source : MNHN, Paris

Système de l'ilio-costal (m. iliocostalis).

Le cordon de l'ilio-costal est nettement limité dorsalement et ventralement par la succession des tendons d'origine et d'insertion ; par contre les tendons intermédiaires sont très faiblement visibles.

La branche latérale du tendon cranial du long dorsal franchit deux espaces intervertébraux, puis traverse la cloison membraneuse séparant le long dorsal de l'ilio-costal. Pour être plus exact, il faut préciser que cette cloison est constituée par la juxtaposition de larges bandes verticales naissant sur les arêtes dorsale et ventrale du tendon. La bande dorsale gagne en surface la ligne épineuse, la bande ventrale plonge jusqu'aux côtes. Cette branche du tendon, considérè alors comme origine caudale de l'ilio-costal, franchit encore deux espaces intervertébraux, et se poursuit par le ventre musculaire caudal, très mince, couvrant six intervalles costaux. Le tendon intermédiaire est très étroit, le ventre musculaire cranial, qui échange des fibres avec le précédent dans sa partie postéricure et le suivant dans sa partie antérieure, ne couvre que quatre intervalles ; son tendon en couvre trois avant de se fixer sur la face latérale d'une côte (fig. 65).

L'innervation de l'ilio-costal se fait par des ramuscules difficiles à suivre mais paraît conforme à un type colubridé.

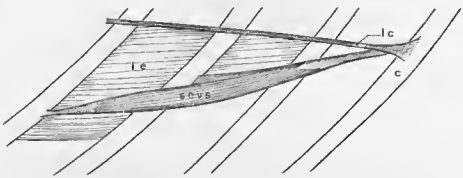

FIG. 65. — *Xenodon merremii* (Colubridés). Région moyenne de côtes.
c., côte ; i.c., origine craniale d'un faisceau du muscle ilio-costal ; i.c., muscle intercostal externe ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur (le seul existant chez *Xenodon*).

Musculature hyposomatique.

Masse médiale.

Le transverse (*m. transversus abdominis*) est très réduit. Chaque faisceau dorsal, très mince, naît sur la face ventrale d'un centrum, franchit distalement vers l'avant deux espaces intercostaux et s'attache à la face ventrale d'une côte (fig. 66). L'étroitesse des faisceaux successifs laisse apparaître entre eux la couche de l'oblique interne. Les faisceaux de la portion ventrale, encore plus minces, prennent le relais des précédents et gagnent la ligne médio-ventrale.

Dans la région pré-cardiaque, le transverse dorsal se développe en faisceaux épais, naissant sur la face latérale d'une hypapophyse par un tendon trapu, étendus sur trois espaces intercostaux. Le tendon recouvre le cordon du muscle transverso-hypapophysaire (fig. 67).

L'oblique interne (*m. obliquus internus*) forme, dans la portion dorsale de la région post-cardiaque, une nappe mince continue en raison de la juxtaposition de faisceaux couvrant quatre espaces intercostaux.

Dans la portion ventrale l'oblique interne est constituée de faisceaux courts (deux espaces intercostaux), ne gagnant pas l'extrémité des côtes (fig. 66).

L'absence d'intercostal interne rend directement visible la couche de l'intercostal externe par sa face médiale.

Source : MNHN, Paris

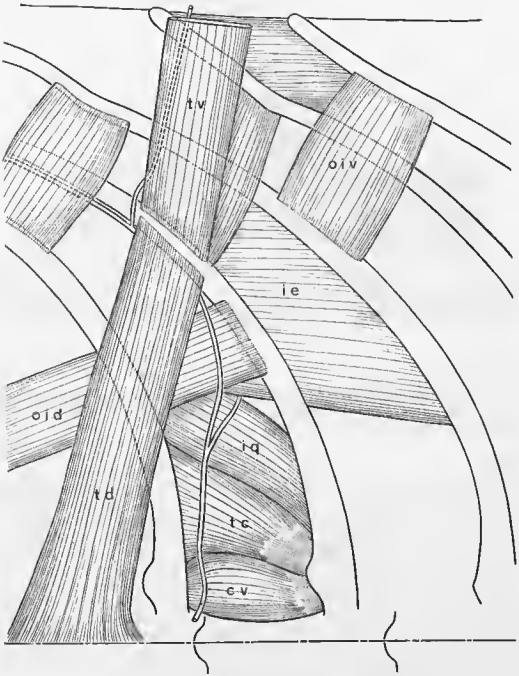

Fig. 66. — *Xenodon merremii* (Colubridés). Musculature hyposomatique, face interne des côtes, côté droit, région postcardiaque.

c.v., muscle costo-vertébro-costal ; i.e., muscle intercostal externe ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; o.i.d., muscle oblique interne, portion dorsale ; o.i.v., muscle oblique interne, portion ventrale ; t.c., muscle tuberculo-costal ; t.d., muscle transverse, portion dorsale ; t.v., muscle transverse, portion ventrale.

Source : MNHN, Paris

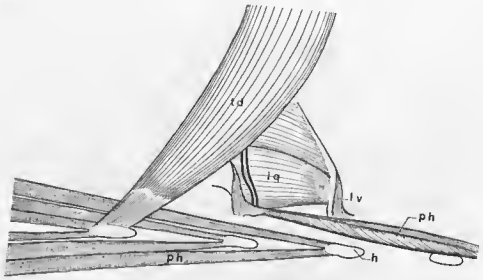

FIG. 67. — *Xenodon merremii* (Colubridés). Musculature hyposomatique, face interne — région précardiaque où se différencie le muscle sous-vertébral.
h., pointe des hypapophyses ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; l.v., ligament costal ventral ; p.h., muscle parapophyso-hypapophysaire ; t.d., muscle transverse, portion dorsale (comparez avec son état dans la région post-cardiaque).

Masse sous-vertébrale.

Le muscle parapophyso-hypapophysaire (= transverso-hypophysaire) est développé dans la région pré-cardiaque. Il est constitué principalement d'un tendon plat sur lequel des fibres charnues s'attachent, dans sa moitié caudale.

Masse latérale.

L'intercostal externe se divise proximalement en muscles costo-vertébro-costal, tuberculo-costal et intercostal quadrangulaire. De façon générale ces muscles, en particulier le dernier, contrastent par leur volume avec le faible développement des couches sous-jacentes appartenant à la masse médiale. Un faisceau intertransversaire, tendu entre les processus pré-zygapophysaires successifs peut être rapporté à cet ensemble (fig. 68). Distalement, l'intercostal ventral ne se différencie pas ; les fibres intercostales sont uniformément parallèles jusqu'à l'extrémité des côtes.

L'oblique externe profond comprend : un puissant élévateur de la côte (*m. levator costae*), naissant par un tendon sur la face postérieure du processus pré-zygapophysaire et s'insérant sur le tiers proximal de la côte suivante ; la portion supérieure du supracostal ventral (*m. supracostalis ventralis superior*) dont chaque faisceau naît par un tendon fin auprès de l'insertion craniale de l'ilio-costal et franchit vers l'arrière deux (fibres profondes) ou trois (fibres superficielles) espaces intercostaux. L'insertion caudale des fibres superficielles se fait par un autre tendon. Les extrémités des côtes se trouvent découvertes en raison de l'absence d'un supracostal ventral inférieur. Les muscles costo-cutanés sont très réduits. Le motif musculo-squelettique élémentaire est représenté par la figure 69.

Grayia smithi (Colubridés).

Cette Couleuvre africaine possède un corps cylindrique et trapu, une tête obtuse à petits yeux. On lui attribue des mœurs aquatiques et une nourriture à base de poissons. La queue est longue (près de 25 % de la longueur totale). La région pré-cloacale comprend 155 vertèbres, le cœur étant situé au niveau de la 39e.

Source : MNHN, Paris

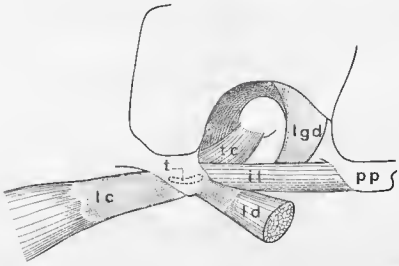

FIG. 68. — *Xenodon merremii* (Colubridés s.l.) Rapports musculo-squelettiques au niveau intervertébral. Vue latérale droite.

i.t., muscle intertransversaire ; l.c., origine du muscle élevateur de la côte ; ld., origine du muscle long dorsal ; l.g.d., ligament costal dorsal ; p.p., processus prézygapophysaire ; t., insertion du tendon de passage entre long dorsal et demi-épineux ; t.c., muscle tuberculo-costal.

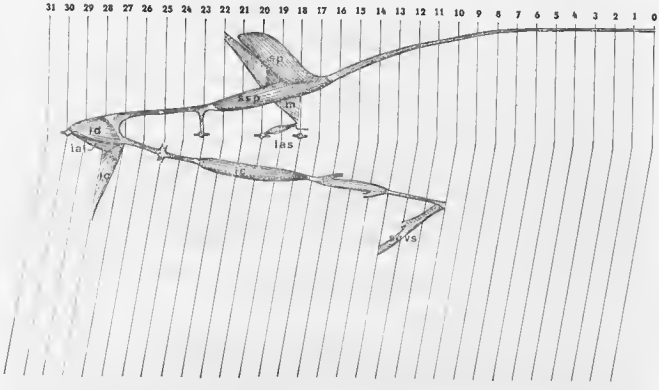

FIG. 69. *Xenodon merremii* (Colubridés s.l.). Diagramme plan représentant schématiquement les rapports entre les principaux éléments épisomatiques et hyposomatiques externes. Vue latérale droite.

i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; i.c., muscle ilio-costal ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur ; sp., muscle épineux ; ssp., muscle demi-épineux.

Source : MNHN, Paris

La musculature cutanée est assez développée, conférant une certaine rigidité au tégument dont les écailles sont lisses. La section est subquadrangulaire (dos plat), les angles supérieurs étant occupés par le milieu du cordon de l'ilio-costal. Un bourrelet de tissu lâche parcourt la ligne médio-dorsale.

Musculature épisomatique.

L'épisome est recouvert par une nape fibreuse non pigmentée et se distingue nettement du secteur hyposomatique.

Système du transversaire épineux.

Les fibres interneurales (*m. interarcualis*) forment une nappe continue entre la face médiale du bord postérieur d'un arc neural et la surface latérale de l'arc suivant.

Le multifide naît sur une neurépine par le tendon plat classique, qui s'élargit vers l'arrière, franchissant deux espaces intervertébraux. La nappe de fibres charnues qui la prolonge vient se fixer sur le bord postérieur d'un toit neural.

L'interarticulaire supérieur (*m. interarticularis superior*), bicipital, montre une disposition particulière du ventre médial. En effet, celui-ci naît sur l'angle postérieur de l'aile post-zygapophysaire par des fibres charnues armées superficiellement par un tendon fin issu de la surface du multifide, et gagne une aile post-zygapophysaire située quatre espaces intervertébraux en arrière. C'est sur ce tendon que s'attache en définitive le ventre médial de l'interarticulaire supérieur. On trouve donc ici une disposition qui fait penser à une ébauche de différenciation du ventre médial à partir du multifide. Le nerf se distribuant aux différents éléments du transversaire passe, en arrière de l'aile post-zygapophysaire, entre les deux ventres de l'interarticulaire supérieur.

L'épineux (*m. spinalis*) est constitué de fibres naissant sur le tendon plat du multifide et qui fusionnent après avoir suivi un trajet horizontal avec un faisceau du demi-épineux trois espaces intervertébraux en avant.

Le demi-épineux (*m. semi-spinalis*) naît à partir du rameau ventral de la branche médiale du tendon cranial du long dorsal. Les fibres forment un faisceau court qui franchit en direction dorsale cinq espaces intervertébraux, reçoit l'épineux, et se poursuit, au voisinage de la ligne médio-dorsale, par un fin tendon coulissant dans une gaîne, avant de se fixer sur le côté du bord dorsal d'une neurépine. Dix-sept espaces intervertébraux sont ainsi couverts.

Système du long dorsal (m. longissimus dorsi).

Chaque faisceau du long dorsal naît en profondeur sur un processus pré-zygapophysaire directement par des fibres charnues. Il franchit vers l'avant et l'extérieur six espaces intervertébraux (innervation en face du deuxième) et se termine à la surface du cordon musculaire par un tendon plat très mince et bifurqué, le nerf pénètre dans le muscle au niveau du deuxième espace intervertébral. La branche médiale de ce tendon se divise à son tour en un rameau poursuivant son trajet en direction dorsale à la surface du cordon transversaire, et un rameau qu'on peut considérer comme l'origine d'un faisceau du demi-épineux (fig. 70 A). A ce niveau une petite bride se détache de l'aponévrose séparant le transversaire du long dorsal.

La branche latérale du tendon, après avoir traversé la membrane séparant le cordon du long dorsal de celui de l'ilio-costal, se prolonge par un faisceau de ce dernier.

Système de l'ilio-costal (m. iliocostalis).

Ce muscle est remarquable par son épaisseur. Chaque faisceau forme une lame épaisse disposée radialement. Les tranches latérales de ces diverses lames superposées constituent la surface du cordon. Le tendon intermédiaire diffus ne forme pas de ligne longitudinale.

Le ventre caudal, né sur la branche latérale du tendon cranial du long dorsal, franchit vers l'avant neuf espaces intercostaux, s'amincit et se termine par interdigitation de ses fibres avec celles du ventre cranial (fig. 70 B).

Le ventre cranial, long de sept espaces intercostaux, se prolonge par un tendon fin appliqué contre les côtes au milieu du cordon de l'ilio-costal qui le recouvre. Le trajet est donc hélicoïdal. L'en-

Source : MNHN, Paris

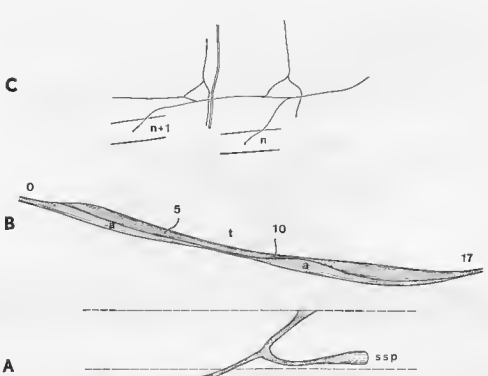

FIG. 70. *Grayia smithi* (Colubridés). — Caractéristiques du muscle ilio-costal.
C, innervation de type colubridé ; B, portion charnue d'un faisceau de l'ilio-costal ; A, rapports entre l'ilio-costal, le long dorsal et le demi-épineux ; a., portions affleurant à la surface du cordon musculaire ; i.c., muscle ilio-costal ; l.d., muscle long dorsal ; ssp., muscle demi-épineux ; t., emplacement du tendon intermédiaire du muscle ilio-costal.

semble des tendons constitue ainsi un câble qui longe le bord ventral profond du cordon du long dorsal. Chaque tendon couvre vingt-quatre à vingt-cinq espaces intercostaux, se divise en deux branches qui se fixent le long de deux côtes successives. La longueur totale d'un faisceau de l'ilio-costal atteint donc quarante et un à quarante-deux segments.

L'innervation est typiquement Colubridé (fig. 70 C) montrant le rapport 1/2 (voir Gasc 1967 c, fig. 39, Gasc 1970 a).

Musculature hyposomatique.

Masse médiale.

Il ne nous paraît pas utile de répéter le détail de la disposition des couches du transverse et de l'oblique interne, telle qu'elle apparaît chez *Coluber* (Gasc 1967 c, p. 116 et 117), peu différente en somme de ce que nous venons de voir chez *Cerastes* et *Xenodon*, dans la région post-cardiaque. Dans la région pré-cardiaque, il faut noter chez *Grayia* un grand développement de la masse médiale, principalement dans la portion dorsale (proximale).

Le transverse dorsal (*m. transversus pars dorsalis*) est formé de faisceaux épais, franchissant d'arrière en avant et de dedans en dehors trois espaces intercostaux depuis la région hypapophysaire

Source : MNHN, Paris

jusqu'à la moitié de la longueur des côtes. L'ensemble forme un cordon faisant saillie dans la cavité. Au-dessous, se trouve un petit faisceau, couvrant deux espaces intercostaux, séparé distalement du précédent par la branche nerveuse hyposomatique médiale qui envoie un rameau au transverse dorsal : c'est l'oblique interne dorsal (*m. obliquus internus pars dorsalis*) (fig. 71).

Dans la portion ventrale (distale) le transverse forme une nappe continue très mince et l'oblique interne une nappe plus épaisse par la juxtaposition de ses faisceaux « en lattes de parquet ».

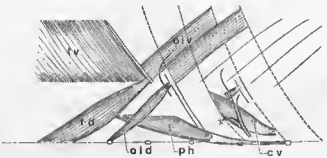

FIG. 71. — *Grayia smithi* (Colubridés). Musculature hyposomatique, masse médiale et sous vertébrale, face interne. c.v., muscle costo-vertébro-costal ; o.i.d., muscle oblique interne dorsal ; o.i.v., muscle oblique interne ventral ; p.h., muscle parapophyso-hypapophysaire ; t.d., muscle transverse dorsal ; t.v., muscle transverse ventral.

Masse sous-vertébrale.

Cette couche se différencie dans la région pré-cardiaque, en faisceaux hypapophyso-costaux (*m. parapophyso-hypapophyseus* ?) franchissant au maximum cinq espaces intercostaux. Chacun naît sur une hypapophyse par un tendon fin, long d'un intervalle, et se continue par des fibres charnues s'épanouissant sur la face ventrale de la région articulaire de trois côtes consécutives. Le rôle du saillant paraphysaire, très peu apparent, n'est pas clair.

Masse latérale.

Le muscle costo-vertébro-costal (*m. costovertebro-costalis*) est constitué de faisceaux à trajet tuberculo-costal, la région paraphysaire de la vertèbre n'étant pas intéressée par leur insertion caudale. Le tuberculo-costal (*m. tuberculo-costalis*) est à peine individualisé.

La couche intercostale externe proprement dite est épaisse, régulière et peu différenciée proximalement (*m. intercostalis quadrangularis*) mais pas du tout distalement (il n'existe pas de *m. intercostalis ventralis*).

L'oblique externe profond montre par contre une grande différenciation, et il se peut même que les couches les plus profondes appartiennent en réalité à l'intercostal externe. Médialement, l'élévateur de la côte (*m. levator costae*) est bordé ventralement par une portion extrudée de l'intercostal externe. Cette extrusion, entre le cordon de l'ilio-costal et le cordon du supracostal ventral (fig. 72), surprend par l'apparition en surface d'une zone musculaire supplémentaire par rapport à *Coluber* (Gasc 1967 c, au niveau de la zone 5, fig. 45). Le faisceau supérieur du supracostal ventral (*m. supracostalis ventralis superior*) naît, par un tendon, au-dessous de cette portion extrudée de l'intercostal externe, sur une côte, juste à la sortie du nerf latéral, comme il est classique, et franchit vers l'arrière cinq espaces intercostaux ; il est innervé au niveau du troisième. La portion inférieur (*m. supracostalis ventralis inferior*) recouvre deux couches musculaires dont les faisceaux plus courts naissent à la même hauteur sur les côtes; les couches peuvent être attribuées à une différenciation supracostale de l'intercostal externe. La proximale, et la plus profonde est constituée de faisceaux couvrant cinq espaces intercostaux, obliques d'avant en arrière et de bas en haut ; la couche distale, qui couvre trois espaces intercostaux a même direction que le faisceau supracostal ventral qui la recouvre. Ce dernier naît en avant sur une côte par un tendon court et franchit sept espaces intercostaux vers l'arrière et le bas, l'innervation s'effectue au niveau du deuxième intervalle.

Source : MNHN, Paris

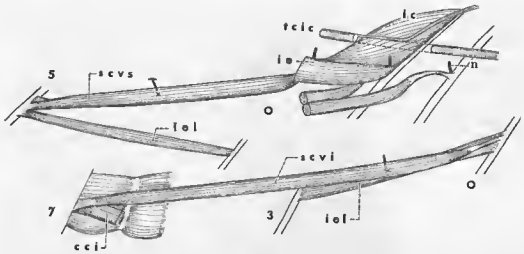

Fig. 72. *Grayia smithi* (Colubridés). Musculature hyposomatique, face externe. Côté droit.
c., côte ; c.c.i., muscle costo-cutané inférieur ; i.c., muscle intercostal externe ; i.c.l., faisceau long supracostal de l'intercostal externe ; l.c., muscle élevateur de la côte ; n., nerf cutané latéral ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral inférieur (faisceau long et faisceau court) ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur ; t.c.i.c., tendon cranial du muscle ilio-costal.

L'oblique externe superficiel est bien développé. Il comprend un costo-cutané supérieur (*m. costocutaneus superior*) à fibres obliques, d'avant en arrière et de haut en bas, et un costo-cutané inférieur (*m. costocutaneus inferior*) faiblement oblique d'arrière en avant et de haut en bas naissant sur la côte, sous l'origine caudale du supracostal ventral inférieur.

3) *SCOLECOPHIDIENS*

Dans ce groupe sont réunies deux familles qui, à bien des égards, paraissent divergentes, les Typhlopidés et les Leptotyphlopidés. Tous ont en commun un aspect vermiforme à queue réduite (2 à 3 % de la longueur totale) et une vie strictement souterraine. Ce sont des fouisseurs-foreurs, creusant dans le sol des tunnels à leur propre diamètre, à la recherche de leurs proies (larves d'insectes, œufs de fourmis et de termites).

La dissection de Typhlopidés nous a révélé un type d'organisation musculaire hautement spécialisé, comparé aux autres Serpents et même aux Squamates. Toutefois le plan général est parfaitement reconnaissable, et la confrontation avec la morphologie vertébrale permet d'écarter l'hypothèse d'un rapprochement de ce groupe avec les Sauriens, comme Mosauer (1935) le laissait supposer. Son assimilation de l'organisation musculaire des Typhlopidés à celle des Sauriens nous a d'ailleurs surpris, car elle ne s'appuie sur aucun fait précis. Seuls quelques points de ressemblance peuvent être établis entre ces serpents et les Amphisbéniens, mais il s'agit là manifestement de convergence. Ces derniers traits : richesse en dispositifs hélicoïdaux, ségrégation de la musculature axiale d'avec la musculature cutanée, groupement des masses épisomatiques antimères en un double cordon dorsal (lié a l'absence de neurépine) sont d'ailleurs particulièrement significatifs d'un type morpho-fonctionnel original lié à un mode de progression par forage percutant. Il y a là tout une problème particulier dont nous ne dégageons ici que les grandes lignes, car ce type d'organisme pose en soi, au niveau des Squamates et non plus seulement des Serpents, des questions qui dépassent le cadre de l'organisation musculo-squelettique. L'étude des animaux souterrains doit comprendre l'examen des divers appareils, en particulier sensoriels, tant ces conditions de vie sont exceptionnelles.

Une fois dépouillés ces animaux ont l'aspect d'une masse cylindrique à peu près régulière. La musculature sous-cutanée est en effet très épaisse et formée de petits fuseaux plats composés de fibres

Source : MNHN, Paris

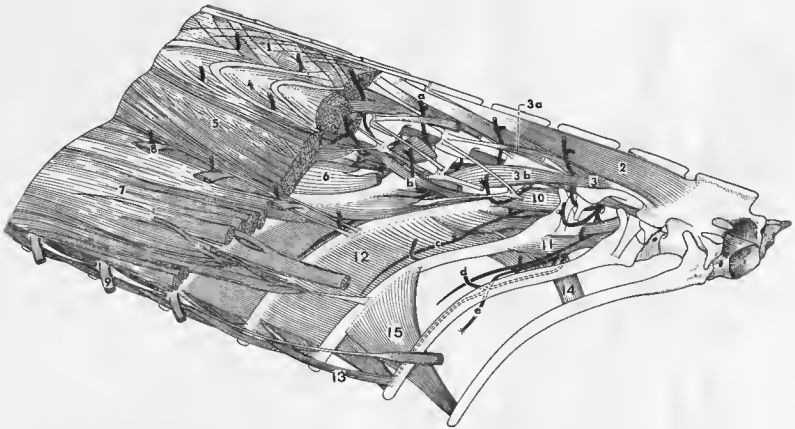

Fig. 73. — *Coluber viridiflavus* (Colubridés). Diagramme en perspective de l'organisation musculo-squelettique d'un Colubridé type.

Musculature épisomatique ; 1, cordon des muscles épineux et demi-épineux ; 2, muscle multifide ; 3, muscle interarticulaire supérieur ; 4, cordon du muscle long dorsal ; 5, cordon du muscle ilio-costal.

Musculature hyposomatique ; 6, muscle élévateur de la côte ; 7, muscle supracostal ventral ; 8, muscle costo-cutané supérieur ; 9, muscle costo-cutané inférieur ; 10, muscle tuberculo-costal ; 11, muscle intercostal quadrangulaire ; 12, nappe du muscle intercostal externe ; 13, muscle intercostal ventral ; 14, muscle oblique interne, portion dorsale ; 15, muscle oblique interne, portion ventrale.

Source : MNHN, Paris

musculaires arrangées en quinconce (cf. Buffa 1904). Au-dessous de ces couches, apparaissent dans la région dorsale les trois colonnes musculaires épisomatiques fortement charnues. La pauvreté en portions tendineuses rend le début de la dissection plus difficile ; en outre les échanges fréquents de fibres entre faisceaux voisins, et le trajet particulièrement complexe de ceux-ci, obligent à procéder très prudemment, et contrôler fréquemment par des coupes transversales partielles. L'aspect peut paraître quelque peut différent d'un individu à l'autre en raison du degré de contraction des masses musculaires lors de la fixation ; en particulier les dispositifs hélicoïdaux sont moins nets lorsque les fibres sont étirées. La taille réduite de tous les Leptotyphlopidés ne permet pas la dissection des divers éléments de leur musculature. Toutefois on pourrait penser que la méthode histologique par la technique des coupes sériées apporte des renseignements suffisants, or il n'en est rien, puisqu'il est impossible de suivre les fibres musculaires sur toute leur longueur et d'en déterminer tous les rapports.

Musculature épisomatique.

Système du transversaire épineux.

Le muscle interneural forme une nappe épaisse de fibres unissant la face postérieure du rebord caudal de chaque arc neural, en forme de troussequin de selle, à la surface dorsale de l'arc suivant.

Plus ventralement s'étend le multifide, petite colonne musculaire relativement bien individualisée, ne dépassant pas en longueur un espace intervertébral. L'insertion caudale s'étend jusqu'au bord postérieur de l'arc neural, au-dessus de l'articulation zygapophysaire. Selon le schéma classique le muscle interarticulaire supérieur, plus ventral et plus latéral que le précédent, prend son origine sur une aire réduite du rebord postérieur d'une aile post-zygapophysaire, franchit, sous forme d'un fin cordon, deux espaces intervertébraux et s'insère sur l'extrémité d'une aile post-zygapophysaire. La disposition des couches profondes du transversaire épineux est donc comparable à celle rencontrée chez les Vipéridés ou les Elapidés (cf. fig. 78 B), où il n'y a pas de fusion avec des éléments musculaires plus latéraux.

Les muscles épineux et demi-épineux fusionnent cranialement de manière si complète que seule la connaissance du plan générale de ces deux muscles permet de distinguer caudalement la portion épineuse dans les fibres les plus dorsales, et, deux vertèbres plus en arrière, la portion demi-épineuse dans les fibres latérales. L'ensemble forme un faisceau à trajet hélicoïdal (fig. 74) qui s'enroule autour du faisceau homologue qui le précède. Chacun franchit ainsi vers l'avant et médialement sept vertèbres au maximum, devient tendineux et s'attache sur le rebord postérieur du toit neural de la 12e vertèbre à partir de son origine.

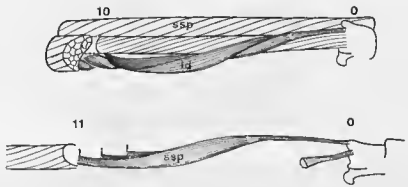

FIG. 74. — *Typhlops punctatus* (Typhlopidés). Dispositifs hélicoïdaux en haut, du muscle long dorsal, en bas, de l'ensemble épineux demi-épineux.

Multifide et épineux-demi-épineux forment deux cordons longitudinaux superposés, celui du multifide, plus ventral, étant caché par le long dorsal. L'interarticulaire inférieur s'étend sur deux

Source : MNHN, Paris

espaces intervertébraux, entre la face inférieure d'un processus pré-zygapophysaire, très saillant chez les Typhlopidés, et le tendon commun à l'ilio-costal et au long dorsal.

Un court muscle intertransversaire unit les bases des processus pré-zygapophysaires successifs.

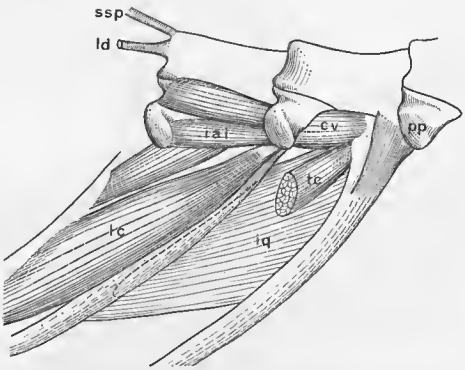

FIG. 75. — *Typhlops punctatus*. Couches profondes de la musculature axiale.
c.v., muscle costo-vertébro-costal ; i.a.i., muscle interarticulaire inférieur (ou intertransversaire ?) ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., tendon d'insertion du muscle long dorsal ; p.p., processus prézygapophysaire ; ssp., tendon d'insertion de l'ensemble épineux-demi-épineux.

Système du long dorsal.

Le long dorsal (fig. 74) présente un aspect tout à fait insolite. Il constitue un cordon longitudinal torsadé qui recouvre la portion latérale des ailes neurales. Chaque faisceau naît par des fibres charnues à partir d'un tendon inséré sur la face ventrale d'une pré-zygapophyse, commun à un faisceau de l'ilio-costal. Il s'enroule vers l'avant autour du cordon du multifide, puis devenu tendineux à partir de la 8e vertèbre, il longe le cordon de l'épineux-demi-épineux et s'insère sur le bord caudal du toit neural de la 11e vertèbre à partir de son origine, juste à côté de celle du demi-épineux. Il n'y a donc pas de tendon cranial bifurqué formant liaison avec l'ilio-costal comme c'est le cas pour la majorité des Squamates, l'ensemble du muscle conservant une position très dorsale.

Système de l'ilio-costal.

L'ilio-costal (fig. 77) constitue la troisième bande musculaire à partir de la ligne médio-dorsale. Comme les précédentes, elle est assez étroite et ses fibres sont dirigées d'avant en arrière et de bas en haut. Chaque faisceau naît caudalement sur la côte ventrale du tendon donnant origine à un faisceau du long dorsal, c'est-à-dire par son intermédiaire, sur un processus pré-zygapophysaire. Les fibres décrivent vers l'avant une hélice qui amène les latérales en position médiale après avoir franchi sept espaces intercostaux pour se terminer sur une côte par un bref tendon. Dans la portion antérieure du tronc (pré-cardiaque), dépourvue du muscle transverse, chaque faisceau est interrompu par un petit tendon

Source : MNHN, Paris

intermédiaire qui confère à l'ensemble du cordon musculaire un aspect comparable à l'ilio-costal de certains Sauriens (ex = *Chalcides* cf. Gasc 1967 d, fig. 21 B) ; ce tendon, situé après le 3e espace intercostal franchi vers l'avant, est relié par une bride transversale à la côte sous-jacente.

Sur un gros individu de *T. punctatus*, le premier que nous ayons disséqué, nous avions trouvé une disposition dont l'interprétation était difficile : la section transversale du cordon de l'ilio-costal montrait l'emboîtement de deux masses en portion de cylindre constituée chacune de fibres orientées en sens inverse. Les fibres de la masse externe correspondaient à l'ilio-costal tel que nous venons de la décrire, celles de la masse interne formant des faisceaux qui suivaient une hélice inverse, naissaient sur le tendon cranial des premières. On pouvait penser à un ilio-costal digastrique dont le trajet aurait été particulièrement insolite, puisque son ventre cranial remontait au niveau de l'origine caudale. En réalité, ces deux masses sont séparées par le nerf épisomatique, et il faut voir dans la masse interne un cas exagéré de la différenciation particulière, supracostale, de l'élévateur de la côte.

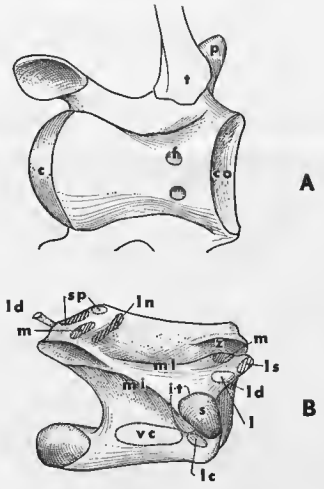

FIG. 76. — *Typhlops*. Morphologie vertébrale et insertions musculaires.
li., muscle interarticulaire inférieur ; in., interneural ; is., muscle interarticulaire supérieur ; i.t., muscle intertransversaire ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., long dorsal ; m., multifide ; m.i., *margo inferior* ; m.l., *margo lateralis* ; sp., épineux-demi-épineux ; vc., vertébro-costal.

Source : MNHN, Paris

Musculature hyposomatique.

Masse médiale.

La face interne du gril costal montre une disposition très simple des couches musculaires. Dans la région post-cardiaque, le transverse est bien développé et se poursuit ventralement au delà de l'extrémité des côtes. L'oblique interne, différencié en une portion dorsale et une portion ventrale d'égale épaisseur présente la disposition typique. L'intercostal interne est absent.

Masse sous-vertébrale.

L'extension du *m. subvertebralis* se limite aux toutes premières vertèbres. Il n'y a pas, chez les Typhlopidés, de corrélation entre le développement de l'ensemble « hypapophyses-*m. subvertebralis* », et l'espace pré-cardiaque. En cela, ils sont comparables aux Sauriens.

Masse latérale.

L'intercostal externe se différencie proximalement en un faisceau tuberculo-costal qui présente l'originalité d'être plus large au niveau de l'insertion sur le processus tuberculiforme que sur l'insertion costale (fig. 77). L'intercostal quadrangulaire s'étend distalement jusqu'à la moitié de la longueur des côtes. Le reste de la nappe intercostale est très mince. Elle apparaît distalement comme la sixième zone museulaire à partir de la ligne médio-dorsale. Elle comprend d'une part des faisceaux supracostaux, étroits, franchissant obliquement d'avant en arrière et de haut en bas trois espaces intercostaux, ainsi que d'autre part de petites nappes de fibres intercostales entre les extrémités des côtes.

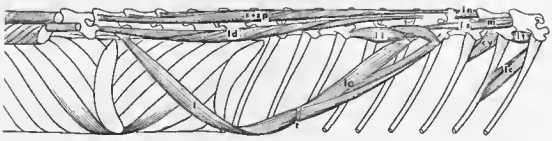

FIG. 77. — *Typhlops*. Représentation schématique des principales masses musculaires montrant l'importance des dispositifs hélicoïdaux.

c.v., ensemble tuberculo-costal, costo-vertébro-costal ; i., muscle ilio-costal ; i.i., muscle interarticulaire inférieur ; in., muscle internoural ; i.s., muscle interarticulaire supérieur ; it., muscle intertransversaire ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; s. + sp., muscles épineux et demi-épineux fusionnés.

L'oblique externe paraît nettement délaminé, la couche superficielle étant probablement incorporée à l'épaisse musculature cutanée. Le *m. levator costae* naît par un tendon sur le processus prézygapophysaire et s'insère par des fibres divergentes sur la face antérieure de la côte suivante. L'aire d'insertion dépasse ventralement le niveau de celle de l'ilio-costal. Dans sa portion antérieure s'isole un groupe de fibres pour former une faisceau supracostal, à direction transversale, qui recouvre la côte jusqu'à l'insertion de l'ilio-costal. Malgré une certaine ressemblance, ces faisceaux ne paraissent pas pouvoir être homologués aux *mm. supracostales dorsales breves* des Varanidés, car ils reçoivent leur innervation du nerf hyposomatique, en même temps que l'élévateur de la côte. Comme nous l'avions signalé dans notre mémoire d'introduction, une grande ambiguïté subsiste quant à la nature des éléments supracostaux proximaux, situés juste à la limite entre épisome et hyposome.

Le supracostal ventral forme, par ses portions supérieure (*m. supracostalis ventralis superior*) et inférieure (*m. supracostalis ventralis inferior*), séparés par une cloison conjonctive assez lâche, les troisième et quatrième cordons musculaires à partir de la ligne médio-dorsale.

Source : MNHN, Paris

La portion supérieure est constituée de faisceaux charnus franchissant obliquement, d'avant en arrière de haut en bas, quatre espaces intercostaux entre l'origine costale au voisinage du tendon cranial de l'ilio-costal et la cloison conjonctive. Les faisceaux de la portion inférieure couvrent trois espaces intercostaux, et gagnent une côte par un court tendon. Il existe donc un décollement de l'ensemble supracostal ventral au niveau de la limite moyenne. Dans la portion antérieure du tronc, ce décollement s'accentue, de telle sorte que la portion inférieure vient recouvrir en partie la portion supérieure dont les faisceaux sont alors dressés sur leur tranche. Ainsi se dessine à ce niveau une véritable crête.

4) *COMPARAISON ET DISCUSSION.*

Les quelques formes que nous venons de décrire en détail nous ont permis de mettre en évidence certaines dispositions caractéristiques, ainsi que des différences et des ressemblances. Nous les confronterons sur un plan général, avec l'ensemble de nos observations et les données de la littérature.

Nous suivrons le même plan que dans l'analyse précédente, examinant muscle après muscle ce qu'il convient de retenir sur le plan systématique comme sur le plan morpho-fonctionnel.

Musculature épisomatique.

Système du transversaire épineux (fig. 78, 79).

L'ensemble du cordon épisomatique dorsal pose beaucoup moins de problèmes qu'on peut le supposer, à condition de tenir compte de son plan d'organisation général. Chez les Squamates nous savons qu'il se compose de trois plans :

— un plan profond, comprenant l'interneural, le multifide et l'interarticulaire supérieur ;
— un plan moyen, constitué par l'épineux ;
— un plan superficiel, par le demi-épineux ;

La question des fusions entre ces divers éléments se pose alors de façon relativement simple : il n'existe pas de gradient général entre une disposition où tous les éléments auraient fusionné (ou seraient indifférenciés) et une disposition où tous auraient une complète indépendance, il n'y a pas de loi désignant l'association du demi-épineux avec tel ou tel élément, mais des tendances qui se manifestent avec plus ou moins de netteté dans des lignées indépendantes.

Le multifide constitue manifestement l'élément de base du système. Il se présente dans la majorité des cas (en fait seuls les Scolécophidiens font exception) sous la forme d'un triangle allongé dans le sens antéro-postérieur qui se termine par un tendon sur la face latérale du bord dorsal d'une neurépine (sommet du triangle). Très charnu en avant (base du triangle), il se fixe au bord postérieur d'une aile post-zygapophysaire. Sur sa face médiale s'insèrent parfois des fibres interneurales (Boïdés). Sur sa face latérale naissent les fibres de l'épineux. Les Serpents se singularisent au niveau de ce système : il est impossible de savoir si le tendon plat attribué au multifide représente en réalité le tendon dorso-caudal de l'épineux tel qu'il se montre chez les Sauriens, comme le suggère, par exemple *Feylinia* (Scincidés), avec une disposition intermédiaire (voir Gasc 1967 c, fig. 20 c). Il semble en effet que la forme générale de l'épineux est représentée par un faisceau relativement court naissant caudalement par deux tendons, l'un dorsal sur le flanc de la neurépine, l'autre ventral sur le côté de l'aile post-zygapophysaire, et s'insérant cranialement sur le bord postérieur d'une aile post-zygapophysaire (voir *Ophisaurus apodus*. Gasc 1967 c, fig. 21 A). Le demi-épineux naît souvent par des fibres charnues sur l'aile post-zygapophysaire en arrière du tendon caudo-ventral de l'épineux, recouvre ce dernier et gagne vers l'avant le bord dorsal d'une neurépine où il s'attache. Chez les Sauriens, le multifide est rarement différencié de l'interneural, c'est-à-dire qu'il ne dépasse pas la longueur d'un segment. L'interarticulaire supérieur qui longe son bord ventral en est nettement distinct par ses deux extrémités.

L'évolution vers un type serpentiforme a sensiblement modifié ce plan par l'allongement des divers éléments, y compris le multifide qui, en se détachant des interneuraux, devient solidaire de l'épineux. Celui-ci, pris entre le multifide médialement, et le demi-épineux latéralement, tend à perdre

Source : MNHN, Paris

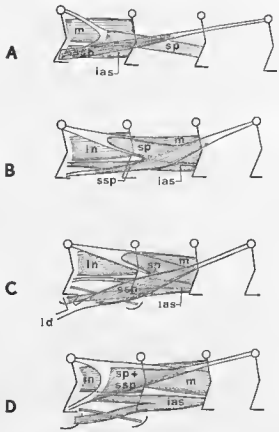

FIG. 78. — Schéma montrant les diverses dispositions du transversaire épineux chez les Squamates.

A, Anguidé apode ; B, Vipéridé ou Elapidé ; C, Colubridé (*s.l.*) ; D, Boïdé ; i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; in., muscle interneural ; Ld., extrémité de la branche dorsale du long dorsal (tendon cranial) ; m., muscle multifide ; sp., muscle demi-épineux ; ssp., muscle demi-épineux.

l'individualité de ses attaches extrêmes, sauf peut être le tendon caudo-dorsal qui, partagé avec le multifide devient en fait le tendon propre de celui-ci. La possibilité supplémentaire d'échanges de fibres entre faisceaux voisins rend l'interprétation parfois délicate, aussi ne sommes nous plus dans le détail en accord avec celle que nous proposions en 1967 pour certains Sauriens.

L'interarticulaire supérieur a suivi la tendance à l'allongement mais, contrairement au multifide, oblique d'arrière en avant et de haut en bas, il tend à conserver une direction longitudinale pour la partie située entre les arcs neuraux. Chez les Serpents, la portion ventrale se différencie en un faisceau qui franchit ventralement vers l'arrière la ligne des articulations zygapophysaires et s'attache directement ou après intersection tendineuse, sur un processus pré-zygapophysaire. Auffenberg a beaucoup insisté sur la signification systématique de la configuration de ce muscle et des rapports qu'il entretient avec ses voisins. Pour nous le problème est tout différent, d'abord parce que nous avons rencontré une très grande variété dans cette configuration, ensuite parce que malgré cette variété, ce muscle s'inscrit toujours dans le cadre que nous venons de définir. La présence d'un ventre médial et d'un latéral est très fréquente chez les Colubridés (*s.l.*), mais n'est ni générale ni exclusive (ventre latéral seulement chez *Xenodon, Homalopsis*, les deux chez *Chondropython, Anilius, Eryx, Tropidophis*) (fig. 79). Sa position particulière prédispose également à l'absorption caudo-dorsale de ses deux extrémités soit par le demi-épineux (ex = *Cerastes*), tout le système pouvant naître alors à partir d'une seule arcade tendineuse (Boïdés, Xenopeltidés), soit par le complexe multifide-épineux, comme chez *Crotalus*, (et *Tropidophis* selon Auffenberg). En raison de la concentration sur l'extrémité du processus pré-zygapophy-

Source : MNHN, Paris

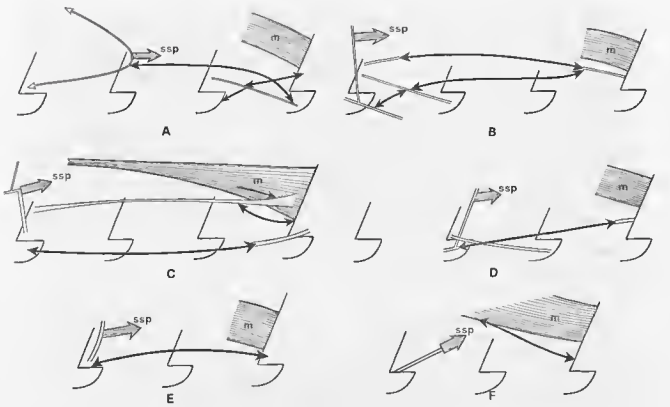

FIG. 79. — Quelques-unes des modalités dans les rapports du muscle interarticulaire supérieur.
A, *Chondropython* ; B, *Coluber* ; C, *Crayia* ; D, *Xenodon* ; E, *Cerastes* ; F, *Crotalus*.

saire du long dorsal, du demi-épineux et du ventre latéral de l'interarticulaire supérieur, ce dernier tend à venir se fixer sur le tendon caudal du long dorsal (Colubridés) ; mais, sur ce point toutefois *Chondropython* se distingue de *Coluber* par un simple degré de développement du processus pré-zygapophysaire. L'extrémité craniale conserve par contre son individualité, probablement en raison du passage du nerf épisomatique transversaire entre elle et le multifide (fig. 55 et 62). En outre, il faut rappeler que l'interarticulaire supérieur est situé sur la frontière entre transversaire épineux et long dorsal, ces deux masses étant encore confondues chez les Anamniotes. Il nous a paru plus logique d'incorporer ce muscle au système du transversaire, en particulier parce qu'il lui paraît plus directement lié dans les modifications morphologiques qu'il montre. Mais ce n'est pas le cas de tous les Reptiles. Il est significatif à cet égard de voir que Vallois (1922) et Nishi (1935) attribuent au long dorsal un muscle du cou des Tortues que nous considérons précisément comme l'interarticulaire supérieur. Comme tous les éléments musculaires différenciés dans une zone frontière, son homologation est délicate, pour ne pas dire source de discussions byzantines.

Il est donc évident qu'on ne peut pas attribuer d'antériorité à chacune de ces dispositions, et voir en particulier dans l'association avec le demi-épineux un caractère primitif (Auffenberg 1961), puisque manifestement tel ou tel type d'association n'est qu'un élément parmi tout un ensemble de transformations dépassant le cadre du transversaire épineux, et même du système musculaire. Si *Anilius* rappelle *Coluber* par l'association avec le long dorsal, ce n'est pas une preuve de « Colubridisation », mais le simple corrélatif de la présence d'un processus pré-zygapophysaire assez bien développé ; or ce caractère ostéologique ne peut être en soi considéré comme spécifique des Cénophidiens (les Vipéridés en sont relativement moins bien pourvus que les Aniliidés, voir fig. 39 A, 41 C), car il est propre à certain type morpho-fonctionnel où les bras de levier transversaux prennent de l'importance.

L'exemple des interprétations données chez les Xenodontinés de l'organisation du transversaire épineux nous paraît sur ce point très démonstratif.

Source : MNHN, Paris

Mosauer (1935) avait été embarrassé par le cas des deux genres *Heterodon* et *Xenodon*, qui ne s'incorporaient pas au schéma lui paraissant conforme au type colubride. Weaver (1965) a récemment exagéré sur la tendance vipéride de ce groupe nord-américain, en se fondant sur les couches latérales de la musculature mandibulaire. Par ailleurs, depuis Anthony (1955) on savait combien *Xenodon* était engagé dans une voie opisthodonte à maxillaire mobile dont l'aboutissement théorique est représenté par le stade solénoglyphe. Pour ce qui concerne la musculature axiale au moins les arguments nous paraissent très discutables. Rien ne rapproche *Xenodon* de *Crotalus*, comme l'affirme Weaver, ni d'ailleurs des Vipéridés en général. Nous avons déjà vu que l'ostéologie révélait une divergence fondamentale : chez *Xenodon* où se voit une dominance des diamensions transversales, la flexion dorsale étant à peu près absente, la morphologie générale est en somme typiquement colubride. Quant au niveau du transversaire, la simplification de l'interarticulaire supérieur se fait par absence du ventre médial, alors que les Vipéridés ne possèdent précisément que ce dernier. Le demi-épineux s'attache sur le processus pré-zygapophysaire par l'intermédiaire d'une bride tendineuse, tandis que chez les Vipéridés il le fait sur la région articulaire. Ceci est la preuve d'une évolution des Vipéridés soit parallèlement, soit à partir d'un rameau détaché du tronc colubride. L'hyposome, et spécialement ses parties latérale et médiale, nous fournissent d'autres arguments dans ce sens. *Heterodon* montre en outre des traits particuliers, telle que la forte réduction de l'épisome en rapport avec la vie souterraine.

Système du long dorsal.

Le cordon moyen de l'épisome est remarquable par la régularité de sa situation et de sa forme générale. Chez les Serpents (les Scolécophidiens exceptés) comme chez les Sauriens, il naît en profondeur sur l'extrémité latérale d'une aile pré-zygapophysaire, forme une lame charnue verticale et se termine à la surface du cordon par le tendon bifurqué si caractéristique des Lépidosauriens (ébauche chez *Sphenodon*). Les transformations de l'ensemble musculo-squelettique se répercutent seulement sur les rapports qu'il entretient avec les éléments voisins et sur les proportions entre partie charnue et partie fibreuse. La présence au niveau de son insertion d'origine d'un processus pré-zygapophysaire lui donne

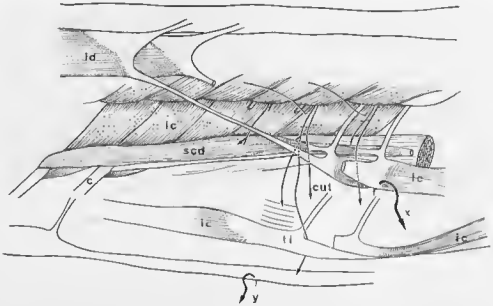

FIG. 80. — *Python sebae* (Boïdés). La double innervation du muscle ilio-costal et les rapports complexes du long dorsal, de l'ilio-costal, et du supracostal chez les Boïdés.

c., côte ; cut., nerf cutané latéral ; ic., muscle ilio-costal ; i.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; s.c.d., muscle supracostal dorsal ; t.i., tendon intermédiaire de l'ilio-costal. En x le faisceau a été retourné, c'est-à-dire que la face médiale est ici visible, en y le faisceau est simplement tiré vers l'extérieur.

Source : MNHN, Paris

des rapports étroits avec lui et la bride retenant le tendon de passage long-dorsal-demi-épineux, l'attache du ventre latéral de l'interarticulaire supérieur, et parfois l'interarticulaire inférieur (ex. : *Xenodon*). Quant au tendon cranial bifurqué, il se poursuit toujours latéralement chez les Hénophidiens et Cénophidiens par un faisceau de l'ilio-costal, contractant souvent à ce niveau une adhérence costale, tandis que la branche médiale recouvre le cordon du transversaire et gagne, de façon plus au moins nette la ligne médio-dorsale (fig. 80) ; parfois elle s'épanouit en un éventail et jointe à ses voisines, forme une nappe fibreuse (cf. Gasc 1967 c, fig. 35). Chez les Colubridés *s.l.* cette branche du tendon bifurquée à son tour, se prolonge par un faisceau du demi-épineux, mais conserve une bride transversale qui, plongeant verticalement, fixe le tendon d'origine du demi-épineux à un processus pré-zygapophysaire (fig. 81). Lorsque cette bride est courte, il semble y avoir une disposition proche de l'état d'indépendance entre long dorsal et demi-épineux, tel qu'il est illustré par les Hénophidiens et les Vipéridés. C'est sur ce principe que Mosauer avait cru pouvoir décrire trois types A, B et C, chez les Colubridés. Le type A montre une continuité sans liaison osseuse ; le type B une continuité avec liaison au niveau du septum séparant long dorsal et transversaire ; le type C, une origine osseuse du demi-épineux. Cette classification, sur laquelle ultérieurement Underwood a beaucoup insisté, repose, à nos yeux, sur un fait mineur et, qui plus est, difficile à interpréter objectivement. Non seulement la bride tendineuse subsiste toujours, mais c'est elle qui participe à la constitution-de la base du septum séparant le cordon du long dorsal de celui du transversaire épineux, les types A et B ne sont donc pas fondés.

Le trait essentiel de l'organisation du long dorsal réside dans cette tendance à la continuité soit médialement avec le demi-épineux, soit latéralement avec l'ilio-costal, c'est-à-dire à la formation

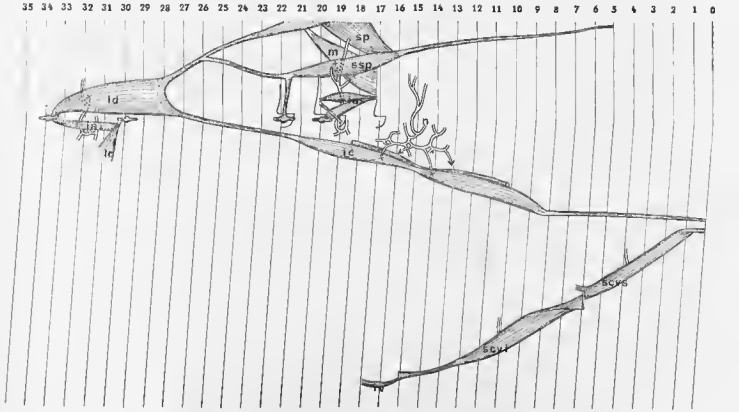

Fig. 81. — *Coluber viridiflavus* (Colubridés). Motif musculo-squelettique élémentaire ; vue latérale droite.
i.a.i., muscle interarticulaire inférieur ; i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; i.c., muscle ilio-costal ; i.v., muscle intercostal ventral ; l.c., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; n., branche dorsale du nerf rachidien ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral inférieur ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur ; sp., muscle épineux ; s.sp., muscle demi-épineux.

Source : MNHN, Paris

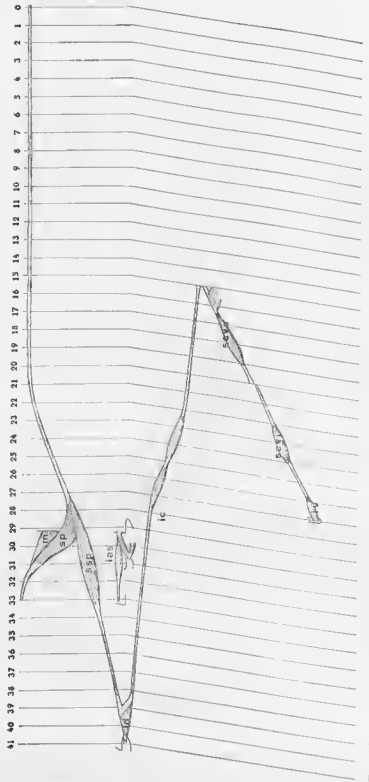

FIG. 82. — *Ozybelis argenteus* (Colubridés). Serpent-liane. Motif musculo-squelettique élémentaire. A l'exception du multifide et de l'épineux, les portions charnues des muscles sont très réduites, et les portions tendineuses développées (Comparez à *Coluber*).

Source : MNHN, Paris

d'une chaîne museulo-tendineuse en Y couché, couvrant un grand nombre de segments. Rappelons que cette tendance, parfaitement décrite par Vallois (1922) chez les Serpents, se manifeste aussi chez les Sauriens serpentiformes (*Pygopus*). L'importance prise par les portions tendineuses peut devenir considérable, alors qu'inversement le ventre se réduit. Chez *Oxybelis*, arboricole, opisthoglyphe de la région guyano-brésilienne (fig. 82), les tendons sont de trois et cinq fois plus longs que les fibres charnues, alors que chez *Grayia* la proportion est largement renversée (fig. 70), comme d'ailleurs chez les Vipéridés et les Hénophidiens. Par conséquent, malgré la stabilité de sa disposition, le long dorsal n'intervient certainement pas de la même manière dans la mécanique musculo-squelettique. S'appuyant sur la position d'intermédiaire entre le cordon médial et le cordon latéral, Vallois émet l'hypothèse de l'existence d'un point nodal au niveau du tendon crânial bifurqué, en quelque sorte un point d'insertion indépendant du squelette pour tout l'épisome. Dans ce cas le long dorsal donnerait la clef du type de fonctionnement pour un serpent donné, ce que l'observation paraît confirmer; nous en tiendrons compte dans l'esquisse de types morpho-fonctionnels.

Système de l'ilio-costal.

L'étude du cordon épisomatique latéral des Serpents n'apporte pas de solution satisfaisante au problème exposé dans notre mémoire d'introduction (1967 c, p. 96) concernant l'origine de ses constituants. L'existence de deux ventres successifs n'est même pas aussi général qu'on pouvait le croire, et dans certains cas il n'y a pas de différence entre un type saurien (ex. : *Feylinia*) et un type serpent (Anilliidés, Xénopeltidés). Par ailleurs, il ne paraît pas possible de statuer sur l'appartenance des deux ventres à un seul ou à plusieurs myomères. L'innervation paraît plutôt refléter une exigence fonctionnelle. L'existence de trois types principaux (Gasc 1970 a et fig. 83, 84) conduirait à supposer l'absence d'homologie totale entre les faisceaux de l'ilio-costal chez les Boïdés et les Vipéridés par exemple. De même, nous ne voyons pas comment interpréter avec certitude la disposition simplifiée que montrent les Anilliidés et les Xénopeltidés. S'agit-il d'une simplification secondaire, ou simplement du maintien d'un stade comparable à celui de certains Sauriens ? Nous avons signalé plus haut que chez *Cylindrophis* le mode d'attache sur la côte de l'extrémité crâniale et les rapports de celle-ci avec l'élévateur de la côte rappelaient le tendon étoilé intermédiaire des Boïdés. Ce qui tendrait à signifier la nature néoformée du ventre crânial chez ces derniers, et expliquer l'indépendance de son innervation. En poursuivant ce raisonnement, nous serions alors contraints de supposer un stade Vipéridé, où le ventre crânial, perdant son innervation secondaire, serait colonisé par un rameau issu du nerf caudal, et enfin un stade Colubridé où ce rameau, dépassant son but, gagne le ventre crânial du segment musculaire

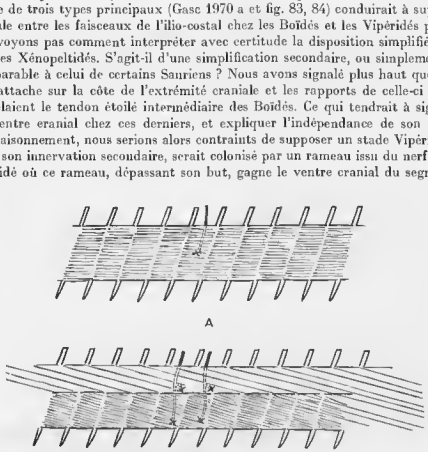

FIG. 83. — Innervation du muscle ilio-costal. A, chez un Saurien tétrapode ; B, chez un Saurien apode.

Source : MNHN, Paris

précédent. Il se peut que cette interprétation paraisse séduisante, d'autant plus qu'elle reçoupe le schéma évolutif proposé habituellement (Underwood 1967). Pour notre part plusieurs obstacles méthodologiques réduisent la probabilité de cette succession Xénopeltidés-Boïdés-Vipéridés-Colubridés. Nous avons déjà exposé les principaux dans le premier chapitre : assimilation d'une série morphologique et d'une série évolutive à partir de données issues de formes contemporaines dans un cadre systématique assez restreint, parallélisme obligatoire entre une augmentation de la complexité et le degré d'évolution d'un élément d'un ensemble structuré, sans tenir compte du complexe organique. Il existe une objection supplémentaire : l'hypothèse évoquée plus haut se fonde sur l'accommodation du système nerveux aux transformations, ou pourrait dire aux inventions, du système musculaire. Or nous ignorons encore si « l'initiative » d'une transformation peut-être imputée à l'un des éléments d'une structure seulement, c'est-à-dire à une mutation isolée qui déterminerait soit un processus d'accomodation des autres éléments (lamarckisme secondaire) soit une orientation sélective (néo-darwinisme). Si nous avons été particulièrement intéressé par ce qui paraît ici un petit détail, c'est précisément parce que, replacé dans son cadre général morpho-fonctionnel, ni l'un ni l'autre des processus hypothétiques déclanchés ainsi secondairement ne nous paraît rendre compte de l'ensemble des transformations qui affectent chacun des stades que nous avons supposés. Autrement dit, à nos yeux l'initiative ne peut venir d'un seul élément dans une structure, mais d'une distorsion dans les rapports entre les différents éléments. Les types neuro-musculaires que nous dégagerons plus loin n'affectent pas seulement un secteur limité de l'épisome, ils répondent à des types d'organismes serpentiformes ayant, face au milieu un comportement distinct.

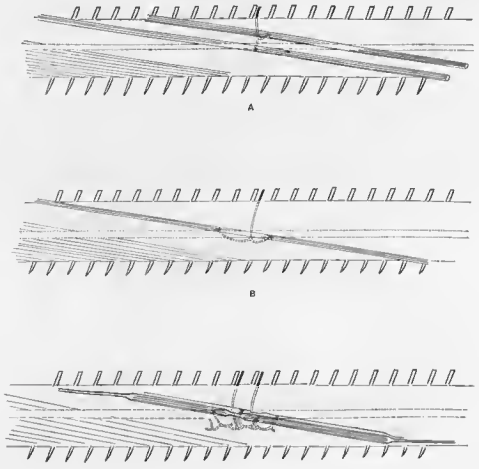

FIG. 84. — Les trois types d'innervation du muscle ilio-costal. A, Boïdé ; B, Vipéridé ; C, Colubridé.

Source : MNHN, Paris

Enfin nous devons ajouter ici quelques précisions concernant la répartition des trois types d'innervation de l'ilio-costal chez les Protéroglyphes. Les Elapidés que nous avons pu examiner sous ce rapport appartiennent au type « Vipéridé », c'est-à-dire qu'un même rameau nerveux se divise simplement pour innerver les deux ventres. De même les Hydrophiidés montrent cette disposition. Qu'en conclure là encore ? S'agit-il d'une évolution parallèle dans un groupe protéroglyphe à partir d'un type simple. Nous ne nous prononcerons pas à la vue de ce simple caractère. Il confirme toutefois, que, sur le plan musculo-squelettique, la convergence est grande entre Vipéridés et Protéroglyphes *s.l.*

Nous avons vu que chez les Boïdés, de même que chez *Xenopeltis*, le système de l'ilio-costal se différencie en profondeur sous la forme d'un supraeostal dorsal. Ce cordon longitudinal relativement important (faisceaux épais couvrant quatre à cinq espaces intercostaux) unit la base du tendon d'origine caudale de l'ilio-costal (au niveau de l'adhérence costale) à un point situé à peine plus distalement. Il rend les côtes solidaires et contribue par conséquent à la constitution d'une paroi. Chez *Xenopeltis* comme chez les Boïdés, le rameau nerveux destiné à l'ilio-costal perfore ce cordon, en passant entre deux faisceaux dont l'un reçoit alors son innervation (voir Python, fig. 80). L'une et l'autre des hypothèses suivantes peuvent être également envisagées = différenciation secondaire de cette couche chez ceux-là, ou au contraire disparition d'une couche dans le système de l'ilio-costal chez les autres serpents. La comparaison avec les Sauriens ne lève pas l'incertitude puisque ce supraeostal épisomatique n'existe semble-t-il, que chez les Varanidés, ce qui constitue d'ailleurs un caractère commun supplémentaire entre les Platynotes et les Serpents.

Musculature hyposomatique.

Masse médiale et masse sous-vertébrale.

L'ensemble transverse-oblique interne montre toujours une division nette en portion dorsale et portion ventrale, c'est-à-dire que les fibres de ces couches se relaient en un point situé vers le milieu de la longueur des côtes. Les différences remarquables, outre leur épaisseur plus ou moins grande selon les formes, résident surtout dans leurs rapports avec la masse sous-vertébrale dans le cas où celle-ci est développée. C'est à ce propos qu'une étude topographique précise, en particulier de la position des faisceaux par rapport aux troncs nerveux, s'est révélée indispensable. Pour Mosauer (1935) l'existence d'un *m. subvertebralis*, différencié en *m. transverso-hypapophyseus* (que nous avons nommé ici parapophyso-hypapophysaire) est caractéristique des Cénophidiens, son extension étant liée au développement des hypapophyses. Par contre, chez les Hénophidiens, la masse sous-vertébrale n'apparaîtrait pas, même dans la région pourvue d'hypapophyses. Ce rôle discriminant du *m. transverso-hypapophyseus* entre Hénophidiens et Cénophidiens a été mis en doute par Auffenberg (1958, p. 10-11) qui voit dans le chef ventral du *m. costo-vertebro-costalis* un homologue du transverso-hypapophysaire. En effet, chez les Boïdés ce chef couvre plusieurs segments et se sépare nettement du chef dorsal dans la région pré-cardiaque. Il naît sur l'hypapophyse, au voisinage de son extrémité et gagne, chez *Boa* par exemple, obliquement vers l'arrière et en dehors la tête de la côte située trois espaces intercostaux plus loin. La succession de ces faisceaux forme donc un cordon sous-vertébral analogue au parapophyso-hypapophysaire des Colubridés, bien que, beaucoup plus oblique, il gagne la côte et non pas seulement la région du processus parapophysaire (d'ailleurs absent chez les Boïdés). Toutefois, en comparant avec la disposition des Vipéridés et des Elapidés, nous avons été surpris de voir que chez les premiers et parmi les espèces afro-asiatiques des seconds, le cordon sous-vertébral n'était pas recouvert ventralement par les fibres ou le tendon de l'oblique interne dorsal, les faisceaux de ce dernier passant, à leur insertion vertébrale, sur la face dorsale du *m. transverso-hypapophyseus* (cf. fig. 58). Au contraire, dans la région pré-cardiaque des Boïdés, le faisceau ventral du costo-vertébro-costal, qu'Auffenberg homologue au muscle sous-vertébral en raison de sa longueur à ce niveau, est recouvert ventralement par le transverse dorsal et l'oblique interne dorsal, très épais ici, et se termine crânialement par un tendon fin (cf. fig. 47 chez *Chondropython*). En comparant alors avec les Colubridés *s.l.*, soit dans la région pré-cardiaque des formes dépourvues d'hypapophyses en arrière du cœur (cf. fig. 67, 71 chez *Xenodon*, *Grayia*), soit dans les régions pré- et post-cardiaques des autres (fig. 85 chez *Natrix*), nous est apparu un troisième type de rapports :

Source : MNHN, Paris

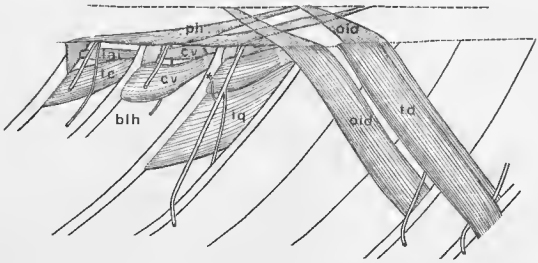

Fig. 85. — *Natrix natrix*. Musculature hyposomatique, face interne dans la région précardiaque.
b.l.h., branche latérale du nerf hyposomatique ; c.v., muscle costo-vertébro-costal (2 chefs) ; i.a.i., muscle interarticulaire inférieur ; i.q., muscle intercostal quadrangulaire ; o.i.d., muscle oblique interne, portion dorsale ; t.c., muscle tuberculo-costal ; t.d., muscle transverse, portion dorsale.

le muscle costo-vertébro-costal, souvent divisé en deux chefs, recouvert par les tendons d'origine proximale de l'oblique interne dorsal, coexiste avec un m. parapophyso-hypapophysaire. Nous pensons donc, avec Mosauer, que seuls les Cénophidiens possèdent un véritable *m. subvertebralis* différencié. Chez les Vipéridés et certains Elapidés, ce muscle repousse latéralement les couches médiales de l'hyposome, alors que chez les Colubridés, les Hydrophiidés, et *Micrurus*, ces dernières gagnent la ligne médio-ventrale de l'axe vertébral (fig. 86). N'ayant pu observer tous les genres parmi les Elapidés, en particulier les formes australiennes, il nous paraît imprudent d'en tirer des conclusions systématiques.

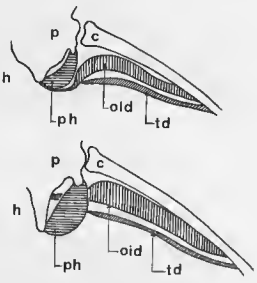

Fig. 86. — Musculature hyposomatique. Rapports de la masse sous-vertébrale et de la masse médiale proximale. En haut, chez un Colubridé ; en bas, chez un Vipéridé.
c., côte ; h., hypapophyse ; o.i.d., portion dorsale de l'oblique interne ; p., paraphophyse et son processus ; p.h., muscle parapophyso-hypapophysaire ; t.d., portion dorsale du transverse.

Source : MNHN, Paris

Musse latérale.

Nous n'avons pas trouvé de différences importantes au niveau de la portion proximale des intercostaux externes. Il n'est d'ailleurs pas toujours facile de distinguer dans les couches superposées ce qui appartient au costo-vertébro-costal et tuberculo-costal, ni même parfois à l'intercostal quadrangulaire, le degré d'individualisation des faisceaux est variable, chez les Cénophidiens tout autant que chez les Hénophidiens, alors que Mosauer faisait une distinction nette sur ce point entre les deux groupes. Latéralement, la limite entre l'intercostal quadrangulaire et le reste de la couche intercostale externe est toujours apparente : elle est indiquée, en effet, par le nerf cutané latéral (innervant les muscles costo-cutanés) qui passe de la face médiale à la face latérale de la paroi intercostale en cheminant entre ces deux portions de la couche intercostale.

Dans le cas de Serpents à paroi épaisse (par ex. *Grayia* fig. 72) la couche intercostale, le fait est assez rare, se constitue en faisceaux supracostaux, c'est-à-dire des faisceaux dont les fibres couvrent plus d'un espace intercostal. Cependant, l'épaisseur de la paroi est obtenue, chez les Hénophidiens et les Vipéridés en particulier, par la richesse en fibres des couches de l'épisome et de l'oblique externe.

Distalement, nous avons rencontré des fibres tendues entre les extrémités cartilagineuses des côtes. Ces faisceaux généralement unisegmentaires, ne se distinguent de la masse des intercostaux où les fibres sont obliques que par leur orientation antéro-postérieure. Parfois (cf. *Coluber*, Gasc 1967 c, fig. 41) ils se distinguent nettement des intercostaux, en franchissant plusieurs espaces intercostaux. Mosauer (1935, p. 96) homologue ces faisceaux au *m. rectus abdominis* et les appelle *m. intercartilaginosi*. Nous les avons simplement nommés ici muscles intercostaux ventraux bien qu'ils soient innervés par le rameau médial du nerf hyposomatique et non par le rameau intercostal. En effet il n'est pas sûr que nous ayons affaire au droit abdominal dont l'origine et la destinée sont encore sujettes à controverses chez les Squamates (cf. Camp 1923, p. 381, Gasc 1967 c, p. 99) en particulier lorsque toute liaison ventrale a disparu entre les côtes antimères. Chez les Sauriens serpentiformes possédant un appareil parasternal (ex. : *Feylinia*, cf. Gasc 1967 c, fig. 26), les fibres intercostales ventrales pourraient bien représenter le rectus, puisque celui-ci apparaît en arrière de la région parasternale (étendue jusqu'à la 39e vertèbre chez *Feylinia*) ; or leur disposition et leur rapport avec l'oblique externe comme avec l'intercostal externe ressemblent tout à fait à ce que montrent les Serpents dans la partie distale des côtes. Puisque le *rectus abdominus* résulte de la fusion ventrale de divers couches de l'hyposome, on peut considérer qu'il est représenté par un élément profond (*rectus profundus*), dont la distinction d'avec les intercostaux internes est peut-être arbitraire. Nous aurions pu alors traiter de ces muscles avec la masse médiale de l'hyposome.

L'oblique externe profond montre, avec le *m. levator costae*, une constance étonnante, on le retrouve chez tous les Serpents (y compris les Scolécophidiens), comme chez les Amphisbéniens et *Dibamus*, tendu entre le promontoire pré-zygapophysaire où il naît par un bref tendon de section circulaire et la face antéro-dorsale du tiers proximal de la côte où se fixe l'éventail de ses fibres charnues. Il apparaît donc comme un élément important de tout organisme parvenu à un certain stade dans la voie serpentiforme, ce qui peut s'expliquer, comme nous le verrons plus loin, par un rôle antagoniste vis-à-vis de la plupart des couches qui le surmontent (surtout l'ilio-costal).

Les supracostaux ventraux sont généralement bien développés. Ils subissent la tendance dominante de l'organisme, c'est-à-dire qu'ils sont presque exclusivement charnus dans les formes à parois épaisses ou bien très tendinifiés dans celles à parois minces, indépendamment de la position systématique. L'amincissement de la région latérale chez *Xenodon*, sans doute en rapport avec les possibilités d'applatissement du corps, s'accompagne de la disparition du supracostal ventral inférieur. De façon générale les faisceaux du supracostal ventral sont plus longs chez les Boïdés que chez les autres Serpents (21 segments contre 15 en moyenne).

L'oblique externe superficiel, toujours costo-cutané, reflète évidemment l'importance du rôle de la mobilité relative du tégument et de l'axe vertébral. C'est ainsi que chez *Cylindrophis* la liaison entre ces deux éléments étant très puissante, les faisceaux costo-cutanés supérieur et inférieur, à direction longitudinale, sont épais et larges. De même, chez *Laticauda* (Hydrophiidés) les couches costo-cutanées sont épaisses, à direction longitudinale, la musculature cutanée étant d'ailleurs très dévelop-

Source : MNHN, Paris

pée sur les flancs. Dans la plupart des cas, les deux costo-cutanés conservent une disposition croisée classique, le supérieur gagnant vers l'arrière la face interne du bord latéral des gastrostèges.

Le problème des motifs d'innervation.

L'étude de l'organisation musculo-squelettique nous conduit à dégager, sous forme de diagrammes des motifs élémentaires dont la configuration et l'extension permet de caractériser des types. Un élément essentiel nous manque toutefois pour établir une comparaison d'ordre fonctionnel : le territoire musculaire gagné par un nerf rachidien ; c'est-à-dire qu'à la notion de motif musculo-squelettique, nous devons ajouter celle de motif neuro-musculaire. Cet aspect de la question a, nous le verrons, complètement échappé aux quelques expérimentateurs qui ont cherché à comprendre le mécanisme de coordination des mouvements locomoteurs chez les Serpents.

L'établissement de ces motifs neuro-musculaires suppose une parfaite connaissance topographique de l'innervation de chaque faisceau entrant dans la constitution du motif musculo-squelettique

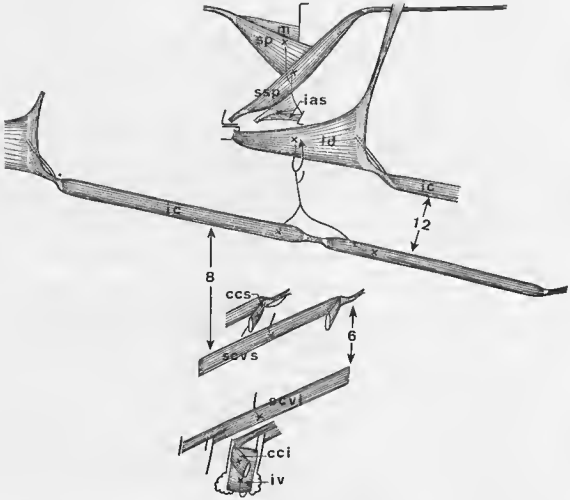

Fig 87. — *Cerastes cerastes* (Vipéridés). Motif neuro-musculaire, c.o.i., muscle costo-cutané inférieur ; c.c.s., muscle costo-cutané supérieur ; i.a.s., muscle interarticulaire supérieur ; i.c., muscle ilio-costal ; i.v., muscle intercostal ventral ; l.d., muscle long dorsal ; m., muscle multifide ; s.c.v.i., muscle supracostal ventral inférieur ; s.c.v.s., muscle supracostal ventral supérieur ; sp., muscle épineux ; s.sp., muscle demi-épineux. Les chiffres indiquent le nombre de segments séparant les éléments successifs du motif musculo-squelettique innervés par le même nerf rachidien.

Source : MNHN, Paris

élémentaire. Seule une méthode appropriée de dissection, dans la mesure où le matériel le permet, conduit à des résultats exploitables. La lenteur de ce travail, et son ingratitude apparente expliquent sans doute qu'aucune recherche systématique n'ait été entreprise dans ce sens.

Chaque nerf rachidien s'adresse à des niveaux appartenant à plusieurs motifs musculo-squelettiques. Le « schéma d'action » résultant du passage de l'influx dans quelques nerfs voisins est donc considérablement plus complexe qu'on ne pouvait le supposer à partir du motif musculo-squelettique élémentaire, grâce à des « sous-programmes » d'action enregistrés dans l'organisation musculaire. Nous reviendrons plus loin sur cet aspect cybernétique. Signalons ici en nous limitant à la morphologie, qu'il existe des différences importantes entre les trois types dont nous figurons le motif neuro-musculaire, dans la distance (nombre de segments) séparant des niveaux isoneures. Chez *Cerastes* (fig. 87), et les Vipéridés en général, cette distance est nulle entre le transversaire épineux et le long dorsal, égale à douze segments entre le long dorsal et l'ilio-costal, à huit segments entre l'ilio-costal et le supracostal ventral supérieur, à six segments entre le supracostal ventral supérieur et le supracostal ventral inférieur. Chez *Chondropython* (fig. 88), trois segment séparent le transversaire épineux et le long dorsal, dix segments séparent le long dorsal et l'ilio-costal, six segments le ventre caudal de l'ilio-costal du supracostal dorsal, mais la distance est nulle entre ce dernier et le ventre cranial de l'ilio-costal, dix segments séparent le ventre caudal de l'ilio-costal du supracostal ventral supérieur, mais quatre segments seulement ce dernier du ventre cranial de l'ilio-costal, enfin treize segments le supracostal ventral supérieur de l'inférieur. Chez *Coluber* (fig. 89), il y a treize segments entre le transversaire épineux et le

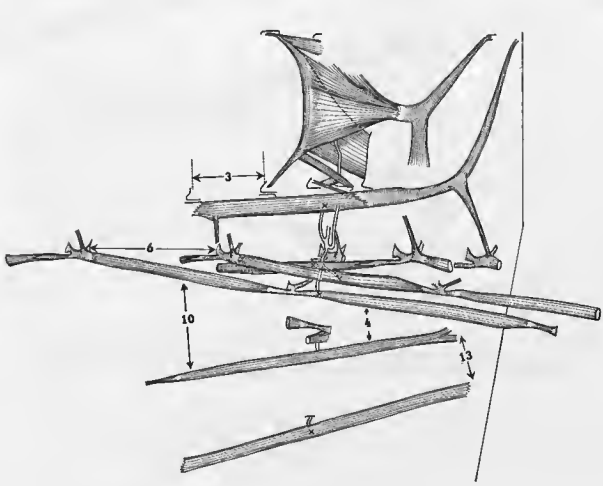

Fig. 88. — *Chondropython viridis* (Boïdés). Motif neuro-musculaire. Les chiffres indiquent le nombre de segments séparant les éléments successifs du motif musculo-squelettique qui sont innervés par le même nerf rachidien.

Source : MNHN, Paris

long dorsal, dix-sept entre le long dorsal et l'ilio-costal, douze entre l'ilio-costal et le supracostal ventral supérieur, sept entre les deux parties du supracostal ventral. De façon générale il semble que la plus grande diffusion spatiale de l'action déterminée par l'influx se situe dans les couches latérales chez les Boïdés, et dans les couches moyennes (entre long dorsal et ilio-costal) chez les Cénophidiens ; mais alors que la diffusion est très importante médialement chez les Colubridés, elle est faible ou nulle chez les Boïdés et Vipéridés.

L'étude du mouvement par les techniques électrophysiologiques devrait tenir compte de ces données.

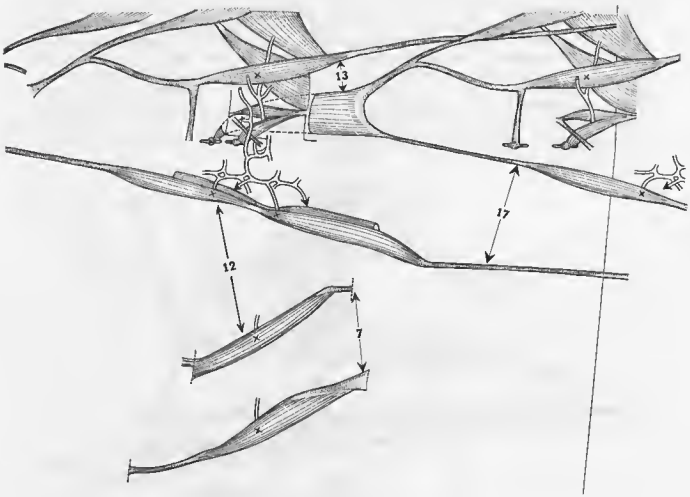

FIG. 89. — *Coluber viridiflavus* (Colubridés). Motif neuro-musculaire. Les chiffres indiquent le nombre de segments séparant les éléments successifs du motif musculo-squelettique qui sont innervés par le même nerf rachidien.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE FONCTIONNELLE

Dans cette partie nous envisagerons d'abord les conditions physiques générales offertes à un organisme serpentiforme pour assurer son déplacement, puis les caractéristiques biomécaniques de la colonne vertébrale des Serpents, enfin de quelle manière la confrontation entre ces dernières et l'organisation de la musculature permet l'accomplissement de mouvements locomoteurs conformes aux conditions physiques préalables.

I. — CINÉMATIQUE

L'étude de la cinématique animale n'a pu progresser qu'avec le perfectionnement des techniques d'enregistrement graphiques. En effet, l'Homme, bien que doué d'organes sensoriels dans l'ensemble bien développés et fidèles est impuissant dans l'analyse diachronique [1] rigoureuse de ses sensations. Dans la seconde moitié du XIX^e^ siècle plusieurs chercheurs ont parfaitement saisi la nécessité de substituer à l'observateur des dispositifs physiques dont le but est avant tout d'immobiliser le cours du temps, de fixer l'instant trop fugace et de donner ainsi l'extraordinaire pouvoir de répéter indéfiniment le passé, voire même de remonter le temps. On n'a pas suffisamment insisté sur le choc ressenti par les premiers spectateurs des séances de cinématographie, dont certains pourtant sont encore nos contemporains, devant l'aspect magique de ces images par lesquelles un pas énorme avait été franchi dans l'emprise de l'Homme sur le monde physique. De nos jours encore la fascination qu'exerce la réception d'images animées provenant d'époque ou de lieux éloignés trouve là son explication.

Ce prodige est né très simplement des efforts de personnes isolées parmi lesquelles il faut citer Du Bois Reymond, Marey et Muybridge. Certains textes de Marey devraient être connus tant ils révèlent la puissance de la réflexion fondamentale dans l'élaboration ultérieure de techniques, elles-mêmes retentissant sur la recherche dans des domaines apparemment aussi éloignés que l'esthétique et la physique.

Le souci premier de Marey était de trouver un langage objectif pour rendre compte du déroulement d'un phénomène dans le temps. De l'enregistrement des effets physiques (variations de longueur, de pression, de température), il est passé à l'enregistrement du phénomène lui-même, dont la trajectoire temporelle est découpée en tranches égales par l'utilisation de photographies instantanées obtenues en série régulière.

Nous ne pouvons résister au plaisir de citer ici quelques-unes des phrases par lesquelles Marey justifie toutes les formes graphiques d'enregistrement des phénomènes, définit théoriquement la nature et la portée du document cinématographique et s'élève même jusqu'à un niveau presque prophétique : « Sans méconnaître les progrès qui nous ont donné la précision du langage pour exprimer nos idées, et l'imprimerie pour les répandre et les rendre en quelque sorte impérissables, je crois que tout le monde doit désirer des moyens plus rapides

1. Ce terme est emprunté aux sciences humaines (Linguistique) pour son sens étymologique : qui s'écoule avec le temps.

Source : MNHN, Paris

d'expression, une représentation plus nette et plus facile à saisir. Ajoutons que, de nos jours, la Science ne se forme que par la collaboration de tous les peuples ; que chaque jour le besoin se fait plus impérieusement sentir de faire échange d'idées entre nations différentes. Nous regrettons maintenant d'avoir abandonné la langue scientifique de nos pères, le latin qui établissait une communication facile entre tous les savants du monde... Cette langue universelle que nous appelons de tous nos vœux, elle existe pour la Science, ou du moins elle se forme ; elle devra bientôt se répandre dans toutes les publications scientifiques. C'est du graphique que je veux vous parler. Aussi ancien que l'Homme, le graphique comprend tous les signes de représentation naturelle des objets, de leur forme, de leurs changements d'état. Les ébauches de figures d'animaux que les hommes de l'âge de pierre gravaient sur les os aujourd'hui presque fossiles ; les figures de géométrie... sont des expressions tellement naturelles de ce qu'on voulait montrer, qu'elles ont gardé leur sens précis à travers les siècles ; ... c'est précisément dans la description des changements d'état que le graphique trouve son application la plus naturelle et la plus utile... Tout phénomène se traduit par un acte qui met un certain temps à s'accomplir : ainsi un liquide qui s'évapore met plus ou moins de temps pour disparaître entièrement. Un corps qui s'échauffe arrive plus ou moins vite à sa température maximum, etc... Ces phénomènes présentent donc à considérer deux éléments : le *temps* de leur durée et l'*intensité* de l'effet produit. De sorte que si l'on divise la durée totale du phénomène en fraction de temps plus ou moins courtes, on constatera que l'état du corps sera différent pour chacune de ces phases. La connaissance parfaite d'un phénomène suppose donc qu'on sait quel a été l'état du corps à chaque instant pendant son changement d'état... Pour qu'un graphique ait toute sa valeur, il faut que les observations soient assez rapprochées les unes des autres, et que la ligne qui rejoint les différents points d'observation forme pour ainsi dire une courbe continue ». (Le Mouvement 1894).

La démarche théorique de Muybridge fut identique, mais l'application ultérieure moins fructueuse. En effet, alors que Marey, par son chrono-photographe obtenait dans une même chambre noire une bande continue, ce qui lui permit ensuite, en inversant la démarche, d'obtenir par projection la reconstitution du mouvement, Muybridge se contentait de placer une batterie d'appareils le long du trajet. Par cette technique d'analyse il lui était impossible de concevoir une synthèse du même ordre.

Auparavant, l'observation des Serpents, en particulier telle que nous le révèle l'imagerie populaire, était évidemment très fantaisiste. Si les différentes phases du galop du Cheval ne comporte pas en réalité ce vol plané cher aux peintres du XIX^e^ siècle (cf. « Le derby d'Epsom » de Géricault), le Serpent n'effectue pas ces ondulations verticales qu'on lui attribuait.

La raison de ces erreurs est simple. Dans le cas du Cheval c'est la rapidité du mouvement qui échappe ainsi à nos récepteurs visuels, pour le Serpent, c'est le paradoxe d'une immobilité apparente, puisque tous les points du corps passent au même point, et de la rapidité d'un animal dont on ne peut fixer la totalité en raison de sa longueur. Une grande partie du mystère qui a entouré ces êtres provient à notre avis de cette énigme locomotrice : être dépourvu de membres et pourtant vif comme une flèche, un éclair ou un fouet [1], n'est-ce pas là un sujet d'étonnement, donc de méfiance ou de respect ? Dans cet ordre d'idée, les plus fidèles des représentations sont les plus stylisées : simples impressions de mouvement en zig-zag.

Toutefois, si une excellente connaissance du mouvement est indispensable elle ne suffit à elle seule à comprendre la locomotion. L'analyse doit comporter en plus une vue claire des conditions des mouvements, ce qui implique de connaître non seulement les forces intérieures au système autocinétique, mais les forces extérieures, issues de l'affrontement du système avec le milieu.

Sur le plan des forces intérieures, on a longtemps insisté sur le rôle des côtes agissant comme les appendices locomoteurs d'un Myriapode (Homes 1812, Jones 1847). C'est encore l'opinion de Du Bois Reymond (1914) qui distingue par ailleurs deux types de reptation, reptation par étirement où les côtes sont utilisées comme autant de pattes et reptation par ondulation. Ces deux types fondamentaux si l'on écarte l'explication erronée du premier, restent nous le verrons, parfaitement soutenables. Par ailleurs certaines observations mêlent les forces intérieures et les forces extérieures dans les interprétations qui en sont données. C'est ainsi que Hutchinson (1879) ayant placé dans un bocal un petit Serpent vivant, eut la surprise de retrouver l'animal enroulé, la face ventrale contre le verre, sur la face externe du goulot. Comme il n'y avait aucune aspérité, il en conclut que son locataire se fixait en créant un vide par la dépression de sa surface ventrale. Nous avons recommencé cette expérience avec de jeunes

1. Ces termes sont fréquemment employés dans la plupart des peuples pour désigner le Serpent.

Source : MNHN, Paris

Couleuvres. En réalité elles ne sont capables de cette performance que si l'humidité est suffisante pour entretenir une tension superficielle équilibrant leur poids.

La confusion entre les interprétations faisant intervenir indifféremment types d'organisme et types de substrat, forces intérieures et forces extérieures, atteint son point culminant dans le travail de Wiedemann (1932). L'essai de systématisation qui en résulte aboutit à l'énoncé de treize « principes de locomotion » pouvant être à la base de plusieurs « types de locomotion ». Le mérite principal de cet ouvrage réside dans la mise en évidence des performances locomotrices des Serpents. Sans doute a-t-il aussi été le premier à insister sur le rôle des pressions exercées par ces animaux sur le substrat et à introduire ainsi l'étude des conditions extérieures de la reptation qu'entreprirent Mosauer (1932), Gray (1946), Gray et Lissman (1950) et Gans (1962). En somme, il s'agissait d'appliquer aux organismes apodes la méthode d'analyse employée par Marey [1].

1) Les principes physiques de la locomotion apode.

Malgré toute la différence existant entre un corps physique inerte, y compris la plupart de nos machines, et un organisme autocinétique, il est indispensable de raisonner d'abord sur leur assimilation, quitte ensuite à mettre précisément en évidence le fossé qui se révèle dans la réalité.

Un organisme apode peut donc être considéré comme un objet reposant complètement sur le sol par une de ses faces. Malgré la puérilité de son évidence, cette image nous entraîne toutefois à des développements riches d'enseignement quand, à partir de cette donnée simple, nous sommes conduits progressivement à en compliquer le contenu en faisant intervenir un à un certains des attributs de « l'objet-serpent » d'une part, et du « substrat-sol réel » d'autre part.

Les forces de liaison et les applications des lois de Coulomb sur le frottement.

Gans (1962) a le premier mis en relief le rôle du frottement dans la locomotion d'un organisme serpentiforme. Rappelons que Gray (1949) avait calculé le coefficient de frottement du cadavre d'une Couleuvre sur divers substrats artificiels, et comparé les résultats obtenus en tirant l'animal par la tête et par la queue, mais il n'avait pas analysé les implications dynamiques des conditions particulières de ce type de mouvement, implications qui s'étendent d'ailleurs à toute forme de locomotion terrestre.

Nous nous efforcerons de dégager ici pour un organisme serpentiforme autocinétique les conséquences de ces lois auxquelles est associé, en France du moins, le nom de Coulomb.

Il faut d'abord nous souvenir que tout corps au repos situé à la surface du globe terrestre est soumis à des forces dites de liaison parce qu'elles constituent des résistances à toute force déployée dans le but de déplacer ce corps. La principale force de liaison est une conséquence des lois de Newton sur l'attraction universelle : l'attraction réciproque de masses en présence, en raison inverse du rapport des masses et de la distance qui les sépare. Tous les objets situés à la surface de la Terre y sont donc maintenus par une force dirigée vers le centre de gravité de celle-ci. Le poids d'un corps est égal au produit de sa masse par l'accélération que détermine la force d'attraction terrestre ; cette accélération est identique pour tous les corps (Lois de Galilée), et ne varie qu'avec la force d'attraction, non avec la position ou l'état libre (chute libre) ou gêné (repos sur le sol) du corps.

On comprend que, dans ces conditions, l'immobilité d'un objet sur le sol résistant est due à l'existence d'une force exercée par le sol, dirigée en sens contraire à la direction de la pesanteur, et égale au module du vecteur poids. C'est une illustration de la loi de l'action et de la réaction (Newton).

Nous analyserons ces données dans les quelques figures qui suivent. Dans la figure 90 nous envisagerons les forces de liaison.

En A, un corps reposant sur une surface résistante est soumis de la part de cette surface à une force N, réaction normale, qui équilibre la force Fp, poids du corps, dont la direction passe par le centre de gravité G.

1. Signalons que celui-ci avait déjà émis quelques idées pertinentes sur le sujet, mais son œuvre semble complètement ignorée à l'étranger.

Source : MNHN, Paris

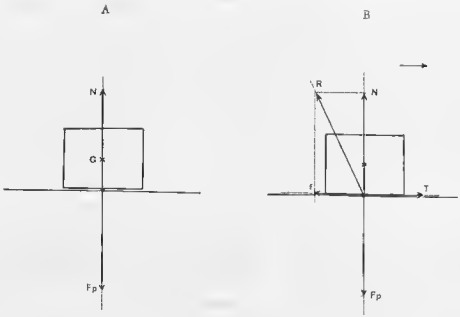

FIG. 90. — Définition des forces de liaison auxquelles est soumis un corps reposant sur le sol. Voir les explications dans le texte.

En B, pour imprimer au corps un mouvement de glissement sur le substrat, il est nécessaire d'exercer une force T (traction) proportionnelle au poids Fp, le coefficient $k = \frac{T}{Fp}$ étant indépendant de l'étendue des faces en contact, mais dépendant de la nature de ces surfaces (plus ou moins rugueuses). Le corps est donc soumis de la part du substrat à une force de frottement statique f, dirigée en sens inverse du mouvement, dont on ne peut connaître que la valeur limite en évaluant expérimentalement la force $T = f\,\text{lim}$ tout juste nécessaire pour obtenir le début du glissement.

Au début du glissement sur une surface, un corps est soumis à la résultante des deux liaisons $N = Fp$, et f.

La figure 91 représente l'analyse théorique des conditions de glissement.

En A, au point O, contact entre la face inférieure du corps et le substrat, s'affrontent quatre forces. La résistance est représentée par la résultante R de la réaction N du substrat et de la force de frottement statique. L'angle formé par cette résultante avec la normale au plan est appelé angle de frottement. Sa valeur est en effet directement fonction de l'importance du coefficient de frottement

$$k = \frac{f\,\text{lim}}{Fp} = \frac{\sin\varphi}{\cos\varphi} = \text{tg}\varphi$$

En B, l'angle φ détermine l'existence dans l'espace d'un cône de révolution, dit cône de frottement. Si nous remplaçons comme force motrice la traction par une poussée P, le substrat réagit par une force Re, qui lui est égale en module mais opposée en sens ; cette disposition est plus conforme aux mécanismes autocinétiques auxquels on peut, en première approximation, assimiler les animaux. Soit α l'angle formé par la direction de P avec la normale au plan du substrat.

Si $\alpha < \varphi$, la valeur f lim n'est pas atteinte par la composante horizontale (motrice) de Re ; donc le corps est fermement appuyé au sol, on dit qu'il y a arc-boutement, grâce auquel le mouvement du reste du corps peut s'effectuer dans le sens de la flèche interrompue.

Si $\alpha > \varphi$ la valeur est dépassée, le corps commence à glisser dans le sens de la poussée, on dit qu'il y a dérapage, suivant la flèche en traits pleins.

Source : MNHN, Paris

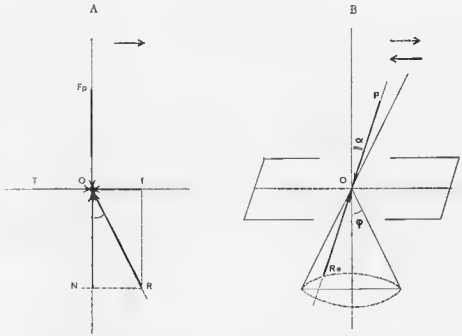

FIG. 91. — Analyse des conditions de glissement d'un corps en fonction de la rugosité du substrat. Voir les explications dans le texte.

Par conséquent, si le point O appartient à une région du corps telle qu'il doit satisfaire aux conditions d'un point d'appui, il faut que la direction de la poussée exercée en ce point sur le substrat forme avec la normale un angle inférieur à l'angle de frottement, c'est-à-dire soit contenue dans le cône de frottement. Au contraire, si le point O doit satisfaire aux conditions d'un point mobile sur le substrat, il faut que la direction de la poussée exercée en O fasse avec la normale un angle supérieur à l'angle de frottement, c'est-à-dire soit hors du cône de frottement.

On voit que dans le premier cas le frottement statique, pourtant force de liaison, est utilisé dans la locomotion, alors que dans le second cas il reste un obstacle, une résistance à l'avancement. Ces deux cas doivent être envisagés séparément, pour nous permettre de comprendre comment un organisme extérieurement aussi uniforme qu'un Serpent peut satisfaire à la fois à ces deux conditions contradictoires.

La figure 92 montre l'importance du coefficient de frottement.

En A, conditions d'efficacité dans le cas où le point O fait fonction de point d'appui et où les surfaces en présence ont une forte rugosité ($\frac{f\,lim}{N}$ tend vers 1). La poussée qui détermine par réaction (composante motrice horizontale) le mouvement du reste du corps dans le sens de la flèche, peut être relativement oblique, puisque le cône de frottement est évasé.

En B, les surfaces en présence possèdent une faible rugosité ($\frac{f\,lim}{N}$ tend vers O), l'obtention de la même composante motrice horizontale nécessite un accroissement de la poussée (h restant constant) et de sa composante verticale v. Autrement dit, il faut augmenter la charge au niveau de l'appui.

En conséquence, le problème du déplacement d'un Serpent sur un substrat plan comprend deux aspects que nous examinerons dans la figure 93.

En A, au niveau du point d'appui, par exemple la région postérieure X, le Serpent doit trouver des conditions telles que le frottement statique soit maximum ($h < f$) ou que le poids du segment pulseur soit maximum. En effet, soit f la force de frottement statique entre le substrat et le segment de poids Fp, toute poussée P formant avec la normale un angle $\alpha < \varphi$, réalise les conditions d'arc-

Source : MNHN, Paris

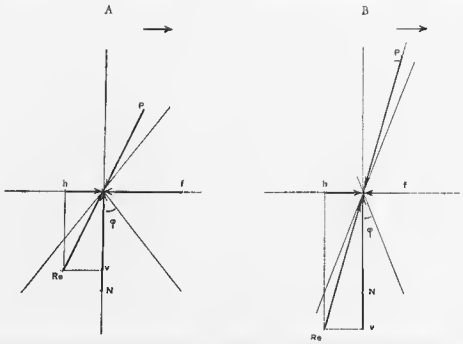

FIG. 92. — Influence du coefficient de frottement sur les conditions du démarrage d'un corps.

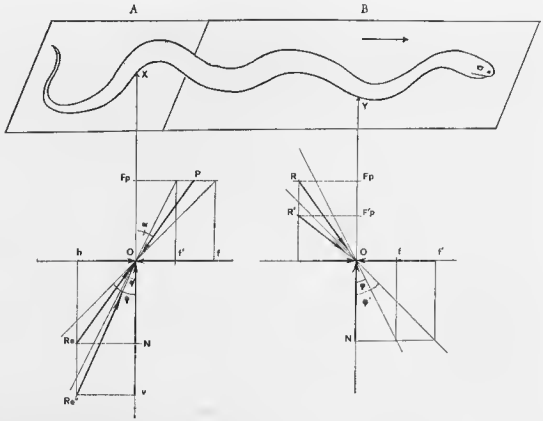

FIG. 93. — Analyse des conditions du démarrage d'un Serpent placé sur un substrat plan.
En A, le point d'appui ; en B, la portion mobilisée. Voir les explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

boutement ($h < f$ lim). Pour une force de frottement $f' = f/2$, la même poussée détermine un dérapage ($m > f'$) ; on voit alors que pour obtenir une même composante motrice de réaction h, utilisable au niveau du reste du corps, il faut augmenter la composante verticale de P, ce qui équivaut à charger le point d'appui.

En B, au niveau d'un point mis en mouvement, ici un point Y de la région antérieure, les conditions doivent présenter un frottement statique minimum ou un poids du segment mobile minimum. La force motrice de réaction créée en X se compose avec la force de liaison Fp du segment mobile. Pour assurer un démarrage de ce dernier, la résultante R doit être hors du cône de frottement, ce qui est réalisé pour une valeur de f relativement faible. Dans les cas où cette dernière est importante, les mêmes conditions ne peuvent être remplies que par une diminution de la composante verticale, c'est-à-dire un allègement du segment mobile.

Dans la réalité, ces conditions supposent, soit la recherche d'un milieu discontinu, formé par l'alternance de zones rugueuses, ou de reliefs, et de zones lisses, problème dont la résolution est évidemment facilitée par une élongation du corps, soit une anisotropie de la surface inférieure du tégument.

Cette dernière condition est remplie par le recouvrement d'avant vers l'arrière de larges écailles ventrales tel qu'il est montré dans la figure 94.

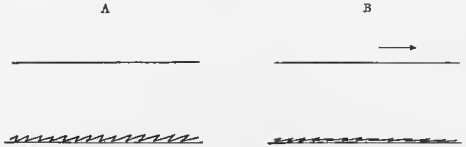

FIG. 94. — Rôle du mode de recouvrement des écailles ventrales dans la variation du coefficient de frottement.
A., zone d'appui : les bords libres des écailles ventrales forment une surface à fort coefficient de frottement statique ; B., zone mobile : l'ensemble des écailles ventrales constitue une surface polie à coefficient de frottement de glissement très faible.

En A, pour une poussée vers l'arrière, la surface ventrale du Serpent est constituée par l'ensemble des bords libres des écailles ventrales qui se présentent obliquement à la surface du substrat : le coefficient de frottement statique est très élevé, il y a arc-boutement.

En B, pour une poussée vers l'avant dans le sens de la flèche, la surface ventrale du corps présente un coefficient de frottement statique minimum au démarrage.

Par ailleurs si la surface du substrat est faiblement rugueuse, le Serpent a la solution de grouper le plus de poids possible au niveau du ou des appuis et d'alléger la ou les portions mises en mouvement à partir de la réaction de ces appuis.

Jusqu'alors nous avons raisonné sur les conditions simplifiées d'un organisme situé sur un sol plan et nu. La réalité est à peu près toujours différente. Le sol naturel est très accidenté, surtout à l'échelle des Serpents, et offre de multiples obstacles verticaux en raison de sa couverture végétale. Mosauer (1932) avait clairement mis l'accent sur le rôle de la pression exercée par les flancs des Serpents sur ces obstacles dans la production, par réaction, d'une force motrice. Toutefois, comme nous le verrons plus loin de la description des types de locomotion rampante, il ne s'agit pas d'un transfert sur un plan latéral des conditions que nous venons d'examiner au niveau d'un point ventral, car la zone du corps qui s'applique contre le relief résistant est elle-même mobile. Le mouvement du corps est continu de façon apparemment analogue au mouvement de la nage des Poissons (Gray 1946). Mais, alors que pour ce dernier le frottement est à peu près négligeable, dans le cas du Serpent, l'exercice d'une forte pression entre le relief, jouant le rôle de point d'appui, et la paroi de son corps crée un frottement important. C'est ce point qui a retenu l'attention de Gans (1962).

Source : MNHN, Paris

La figure 95 reprend les principes de l'analyse de Gans dans les conditions de glissement avec pression latérale.

Les schémas représentent des projections sur le plan horizontal.

En A, le segment du corps auquel appartient le point O se déplace dans le sens de la flèche interrompue ; la force de frottement f est donc opposée à cette direction, elle se compose avec la réaction Re du relief à la pression du corps ; la force R qui en résulte constitue la force motrice produite par ce segment. Mais en réalité seule est efficace pour le mouvement de l'ensemble de l'animal la composante qui est parallèle au sens de ce mouvement, indiqué ici par une flèche en traits pleins, c'est-à-dire la composante longitudinale l.

En B, on peut voir que, pour une même réaction (une même pression du corps) la valeur de la composante longitudinale diminue avec : l'augmentation du frottement de glissement figuré en 1 ; la diminution de l'angle formé par la direction du mouvement local avec la direction du mouvement général figuré en 2.

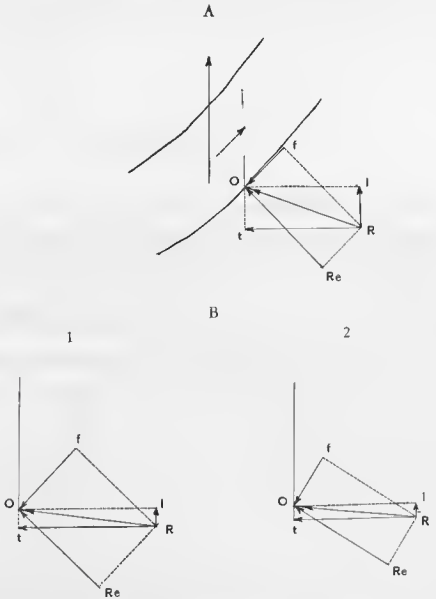

FIG. 95. — Analyse des conditions de glissement d'un Serpent exerçant une pression latérale sur un relief du sol. Voir explications dans le texte.

Source : MNHN, Paris

La nature de la surface tégumentaire intervient donc, mais aussi le rapport entre le diamètre et la longueur du corps qui lui permet de dessiner des courbures accentuées lorsqu'il s'abaisse.

Nous avons négligé dans l'exemple précédent le cas où le segment est soulevé au-dessus du plan du sol, le Serpent se déplaçant dans un buisson, un arbuste ou entre les branches d'un arbre. Le problème est en effet un peu plus complexe puisqu'en introduisant une troisième dimension nous devons tenir compte de la composante verticale v de la réaction Re ; le rôle de cette composante est essentiel car elle tend à déterminer la chute du segment si elle est dirigée vers le bas.

Ce problème est évoqué dans la figure 96.

Le maintien d'un segment mobile au-dessus du sol dépend de la forme de la section corporelle. Une section qui tend vers l'ellipse, rendant la pression voisine de l'horizontale, diminue ainsi la composante verticale.

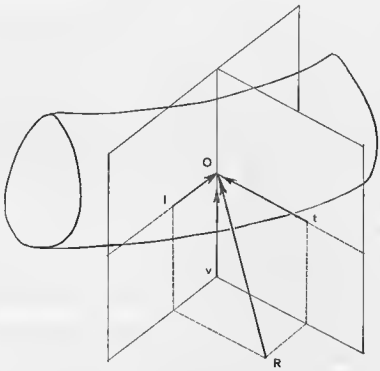

FIG. 96. — Conditions de glissement d'un Serpent prenant appui sur un point situé au-dessus du plan du sol (d'après Gans). Voir explications dans le texte.

Par contre lorsque le Serpent s'immobilise dans la même situation, c'est-à-dire en l'absence d'un support ventral, il faut que ses flancs rencontrent une résistance dans le sens vertical, par exemple grâce à une augmentation du frottement statique pour tout mouvement dans ce sens. Tel est l'effet produit par ces rails latéraux constitués, chez de nombreuses espèces, soit par la succession des carènes médianes portées par les écailles latérales, soit par une brusque angulation des extrémités latérales des écailles ventrales. Ces dispositifs ont le double avantage de diminer le frottement dans le sens longitudinal et de l'augmenter dans le sens vertical.

Les modalités d'exercice des forces sur le substrat.

Le paragraphe qui précède nous facilite considérablement la compréhension des modalités suivies par un organisme apode pour exercer sur le substrat les forces qui, par réaction, lui communiquent l'impulsion nécessaire à son déplacement.

Dans la réalité le substrat est rarement plan. Le milieu de prédilection, sans doute fondamental, des Squamates serpentiformes est constitué par un sol hérissé d'aspérités naturelles créées par les

Source : MNHN, Paris

reliefs minéraux et la végétation. C'est donc non seulement avec leur face ventrale, mais aussi avec leurs flancs qu'ils entrent en contact avec des points résistants. Deux voies théoriques s'offrent donc pour la réalisation du mouvement :

— soit utiliser la face ventrale comme surface de pression pour vaincre les résistances dont cette même face est le siège.

— soit utiliser les faces latérales dans le même but.

Dans le premier cas la face ventrale doit, nous l'avons vu, satisfaire à des conditions contradictoires vis-à-vis du frottement. En conséquence, le même secteur ne peut être simultanément moteur et mobile.

Par contre la seconde solution, en divisant le travail entre la face ventrale et les faces latérales, permet un mouvement continu de tout secteur de l'organisme.

C'est cette seconde voie, manifestement plus efficace, qui a été comparée à la nage des Poissons, plus particulièrement à celle de l'Anguille en raison de l'allure serpentiforme. L'expérience de Gray est bien connue : sur un plan hérissé de chevilles verticales l'Anguille, comme la Couleuvre, se déplace en prenant appui latéralement sur les côtés des chevilles grâce à l'ondulation latérale du corps. A notre avis l'identité n'est que superficielle, due en particulier aux mêmes conditions d'expérience. Il serait dangereux d'en déduire la répartition des forces intérieures chez ces deux animaux, leur organisation musculo-squelettique étant fondamentalement différente.

En remplaçant les chevilles fixes par des pendules, Gray a montré que les forces exercées se répartissaient en plusieurs points alternés et que la somme des composantes déterminait la valeur de la force motrice de l'animal. On peut donc supposer que l'efficacité est d'autant plus grande que le nombre des points d'appui est élevé, ce qui se traduit encore par le fait que l'efficacité est fonction de la longueur de l'animal. Expérimentalement on observe toutefois une non-proportionnalité entre la résultante longitudinale et le nombre de points d'appui. L'explication en est simple.

Nous avons vu plus haut (fig. 95) que la valeur de la composante motrice, force longitudinale l, dans le sens du mouvement, dépend en un point de l'angle formé par la direction du mouvement général et la direction du mouvement du segment. Lorsqu'on multiplie excessivement le nombre des chevilles verticales, le Serpent ne parvient plus à courber suffisamment son corps au niveau de chaque point d'appui : le dispositif expérimental tend à devenir un couloir rectiligne. Dans les conditions naturelles il en est autrement, car les points d'appui ne sont pas régulièrement espacés et n'ont ni la même résistance ni le même coefficient de frottement.

Placée dans un couloir dont les parois enregistrent les forces qu'elles subissent et qui comprend au moins trois segments à angle droit, la Couleuvre progresse en exerçant là aussi des pressions latérales alternées, le milieu de chaque portion rectiligne enregistrant une pression maximum, et le premier point d'application étant toujours situé du côté de la première concavité. La valeur totale des forces ne dépasse pas les deux tiers du poids de l'animal placé dans un couloir en métal non lubrifié. Les forces de frottement sont donc relativement faibles. Là encore les conditions naturelles sont très différentes, et certainement plus défavorables ; aussi bien le tégument offre-t-il toujours un minimum de rugosité dans le sens du mouvement, soit par des écailles polies comme du métal, soit par des carènes longitudinales sur les flancs (nous envisagerons plus loin le cas où celles-ci sont obliques).

Les pressions développées latéralement sont évidemment créées par des actions musculaires dont le siège peut être *a priori* situé soit en avant de chaque point d'appui (par tendance à l'extension de la courbure à partir d'un point cranial, soit en arrière (par tendance à la flexion). Chacun des cas envisagés peut être réalisé localement par des muscles courts, ou par la contraction de faisceaux allongés venant s'insérer loin de la région du point d'appui. Gray et Lissman ont raisonné exclusivement sur la première de ces éventualités (fig. 97), mais ce qui est valable pour l'Anguille dont la musculature obéit en gros à la métamérie transversale, n'est pas appliquable à l'organisation musculaire d'un Serpent dont l'originalité réside précisément dans l'existence de faisceaux couvrant un très grand nombre de segments vertébraux. Ces auteurs oubliaient en outre que l'axe vertébro-costal des Serpents ne possède par lui-même aucune résistance et que les actions musculaires unilatérales ne pourraient être motrices si, au préalable, des actions musculaires complexes ne créaient une rigidité suffisante du support squelettique.

Source : MNHN, Paris

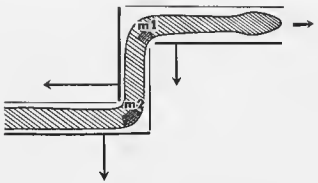

FIG. 97. — D'après Gray et Lissmann. Répartition des forces exercées latéralement par un Serpent engagé dans un tunnel à deux coudes.

Quoiqu'il en soit, l'allongement des faisceaux est variable selon les formes. On peut donc, toujours à titre d'hypothèse, concevoir que dans certains cas les forces motrices seront développées par un petit nombre de faisceaux musculo-tendineux très longs, dans d'autres les mêmes forces trouveront leur origine dans plusieurs groupes de faisceaux de longueur moyenne. On peut en déduire un aspect très différent de l'animal : la progression sera assurée chez les premiers avec quelques ondulations peu prononcées, chez les seconds avec un grand nombre de portions fléchies latéralement.

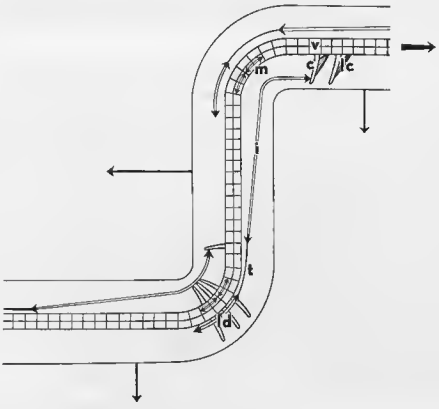

FIG. 98. — Interprétation de l'analyse de Gray en fonction de la disposition musculo-squelettique.
c., côte ; i., muscle ilio-costal ; l.e., muscle élévateur de la côte ; l.d., muscle long dorsal ; m., couche profonde du muscle transversaire épineux ; t., tendon latéral du long dorsal ; v., vertèbre.

Source : MNHN, Paris

Quant à l'utilisation de la surface ventrale comme lieu d'exercice des forces, elle suppose, avons-nous dit, une alternance en un point donné de phase immobile (motrice) et de phase mobile. On sait combien les mécaniciens ont lutté pour l'élimination des mouvements alternatifs, et quelle est l'importance du dispositif bielle-manivelle dans l'application ultérieure du piston. L'efficacité d'un mouvement est compromise par les à-coups moteurs. Aussi bien trouvons nous chez les Serpents non seulement un dispositif à frottement variable (par le mode de recouvrement des écailles ventrales), mais également deux types de perfectionnement conduisant au passage du mouvement alternatif au mouvement continu (progression rectilinéaire, déroulement latéral).

Les diverses modalités que nous venons d'envisager sur un plan théorique nous conduisent, d'une part à mieux comprendre les rapports et les différences entre les types de reptation classiquement décrits, et d'autre part à concevoir plus clairement les relations existant entre l'axe vertébral, la disposition de la musculature axiale, la musculature cutanée, la morphologie extérieure du tégument, et enfin les proportions générales du corps d'un Serpent.

Par ailleurs, les limites de ce type de locomotion apparaissent nettement : l'absence de reliefs du substrat, jointe à un très faible coefficient de frottement statique sont bien connus pour rendre les organismes apodes complètement impuissants, mais aussi la présence unilatérale de relief (dans un tube courbe dont le diamètre est à peine supérieur à celui de l'animal). Ces limites sont extrêmes et dans la plupart des cas jamais rencontrées dans les conditions naturelles, contrairement à celles qui conditionnent la locomotion terrestre quadrupède.

2) Les différents types de reptation pratiqués par les serpents [1].

Guidés par les considérations théoriques qui précèdent nous pouvons à présent passer en revue les principaux types de mouvements locomoteurs pratiqués au cours de la reptation.

On peut retenir quatre types de progression : en accordéon, rectilinéaire, par déroulement latéral et par ondulation horizontale.

Progression par « mouvements d'accordéon » (concertina movement, Regenwürmprinzip).

En l'absence de points d'appui suffisamment nombreux, terrain plan et découvert, la plupart des Serpents se déplacent par des mouvement alternatifs d'un groupe de segments. Chaque portion est successivement motrice, c'est-à-dire immobilisée sur le sol, et mobile, c'est-à-dire glissant sur le sol. Au cours du temps moteur, des forces tangentielles sont exercées vers l'arrière, opposées aux forces de frottement statique qui sont alors maximum en raison du mode de recouvrement des écailles (*vide supra*, fig 93) ; en outre, plus la charge est forte à ce niveau moins le dérapage est probable (fig. 92) : le Serpent rassemble par des ondulations une large portion de son corps au niveau moteur. C'est à partir de là qu'il pousse ou tire le reste du corps.

Au temps suivant la situation est inverse (fig. 99, 100). Comme nous l'avons dit plus haut, l'utilisation de la surface à ces deux fins contradictoires détermine un mouvement saccadé où une partie de l'énergie est perdue dans la décélération de la partie mobile lorsqu'elle passe en phase motrice. C'est pourquoi l'augmentation de la charge par le groupement d'une fraction importante du corps, pour assurer le point d'appui (ne pas sortir du cône de frottement) présente de grands inconvénients, l'énergie absorbée par la décélération étant plus grande. La solution réside dans une forte densité du corps et la fragmentation des points moteurs. Les Vipéridés, trapus et lourds pour la plupart, sont particulièrement aptes à réaliser ces conditions. L'accordéon comprend alors plusieurs points contractés entre lesquels se déplacent d'arrière en avant les portions mobiles.

A partir de ce principe, adopté de façon courante dans les conditions naturelles par les Vipères, se dégagent les deux types suivants :

1. Nous avons cru devoir simplement résumer l'essentiel de ce qui est avant tout visuel, c'est-à-dire les documents cinématographiques que nous avons accumulés.

Source : MNHN, Paris

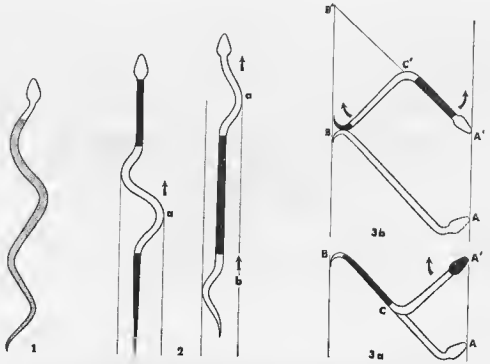

Fig. 99. — Les trois types principaux de reptation.
1, ondulation latérale ; 2, accordéon ; 3, déroulement latéral.
En noir : portions immobiles exerçant des forces sur le sol ; en blanc : portions mobiles n'exerçant pas de forces.

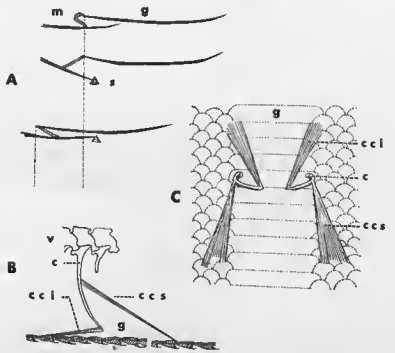

Fig. 100. — Rôle du tégument et de la disposition des muscles costo-cutanés dans la progression (d'après Buffa).

Source : MNHN, Paris

La progression rectilinéaire.

Elle n'est pas autre chose que le perfectionnement dans la fragmentation des portions motrices et des portions mobiles jusqu'au niveau unisegmentaire, ce qui conduit finalement à la transformation du mouvement alternatif local en un mouvement continu général.

Cette fragmentation, telle que nous l'avons décrite plus haut, est limitée par les possibilités de flexion entre vertèbres successives, dès qu'on atteint un petit nombre de segments. C'est donc au niveau du tégument que se transfère le raccourcissement de la longueur corporelle, la peau va elle-même se

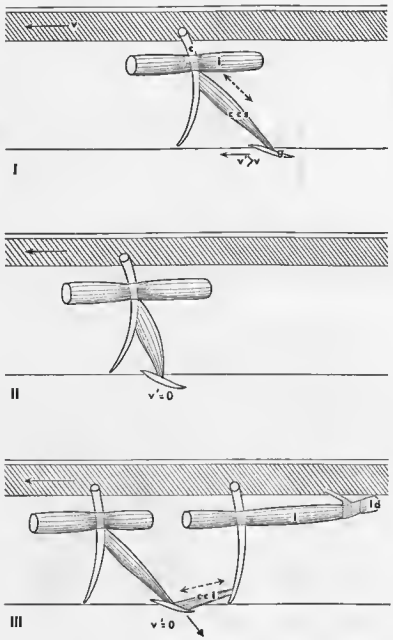

Fig. 101. — Progression rectilinéaire — Sens du mouvement de droite à gauche. L'ensemble du corps, armé par la poutre axiale, avance avec une vitesse V. Les côtes (c) immobilisées par des actions musculaires, servent de point d'appui pour les muscles costo-cutanés. Le c.c. supérieur en se contractant donne à l'écaille ventrale (g) une vitesse V' supérieure à V, puis le c.c. inférieur en se contractant créent une pression du bord postérieur de l'écaille sur le sol.

Source : MNHN, Paris

comporter comme le soufflet de l'accordéon. Homes (1812) avait cru que les côtes intervenaient directement dans ce processus, en oscillant d'avant en arrière comme autant d'appendices locomoteurs. Bogert (1947) et Lissmann (1950) ont montré qu'il n'en est rien : les côtes sont mues, par un déplacement continu de même que l'axe vertébral, seule chaque gastrostège passe d'une vitesse nulle (temps moteur) à une vitesse supérieure à la vitesse globale (temps mobile) ; la masse étant faible la décélération doit se faire sans perte d'énergie, par simple frottement.

L'animal progresse alors lentement en ligne droite, sous l'effet de la force résultant de toutes les forces élémentaires exercées au niveau du bord postérieur des gastrostèges. Il y a propagation le long du corps, d'avant en arrière, d'une onde de contraction des muscles costo-cutanés supérieurs (protracteurs, temps mobile) suivie d'une onde de contraction des muscles costo-cutanés inférieurs (rétracteurs, temps moteur par réaction du substrat) (fig. 100, 101).

En général deux trains de ces deux ondes parcourent le corps à un moment donné. L'axe vertébro-costal joue à la fois le rôle d'un arbre de transmission par sa rigidité dans le sens de la compression antéro-postérieure et d'un volant régulateur par son inertie. Au démarrage, une onde de contraction des costo-cutanés inférieurs, dirigée vers l'arrière, naît vers le milieu du corps, tandis qu'à partir du même point une onde de contraction des costo-cutanés supérieurs, dirigée vers l'avant, met les gastrostèges en position de fonctionner (fig. 102). Les côtes servent donc de points fixes pour les muscles moteurs, ce qui suppose leur immobilisation par les muscles axiaux, de même d'ailleurs que l'axe vertébral tout entier puisqu'il fonctionne comme une poutre rigide.

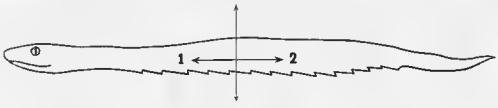

FIG. 102. — Départ d'un Vipéridé en progression rectilinéaire.
1, portion antérieure du corps en première phase motrice ; 2, portion postérieure en seconde phase motrice.

Le déroulement latéral (side-winding).

Il peut être considéré comme un perfectionnement du mouvement en accordéon, mais au lieu d'une augmentation des points moteurs, il y a augmentation de la charge lors de cette phase, la décélération étant obtenue à peu de frais par un frein tangentiel. Ce mouvement met en œuvre au moins deux zones d'appui : une zone antérieure (par rapport au sens du mouvement) qui va en s'accroissant par suite du transport progressif des segments reposant dans la zone postérieure (fig. 99). Une large portion du corps étant ainsi déplacée d'un point fixe à un autre par une ondulation latérale, on peut dire que l'animal se déplace de côté, l'orientation de la tête ne coïncidant pas avec la direction du mouvement.

Les traces laissées sur le substrat naturel (sable des déserts) ou expérimental (carton enduit de suie, Brain 1960) sont donc discontinues et scalariformes. Les empreintes des appuis successifs sont séparées par un biatus où on peut voir des traînées irrégulières dues au fait que le corps est peu soulevé au-dessus du sol.

Gans (1962) suggère une formule d'évaluation quantitative de l'efficacité de ce procédé chez des espèces différentes : si on appelle D la distance séparant deux points occupés successivement par la tête, A la longueur de la portion soulevée lors de la recherche d'un nouveau point d'appui antérieur, et α l'angle formé par cette portion avec la direction qu'elle occupait initialement, on a la relation $D = 2\ A \sin \alpha/2$, la vitesse obtenue par l'animal résultant du produit de la fréquence des cycles par D, ($v = F\ D$).

Source : MNHN, Paris

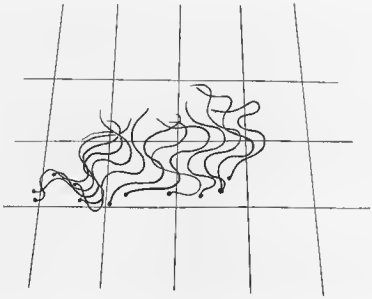

FIG. 103. — Déroulement latéral chez *Natrix maura* (1 image sur 4, cadence 32 images par seconde) au cours de la traversée du champ d'expérience (les traits sont distants de 25 cm).

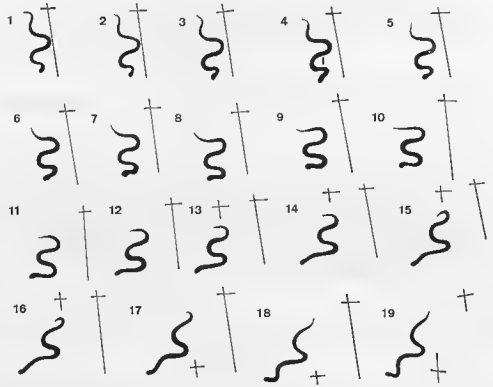

FIG. 104. — Déroulement latéral chez *Natrix maura* placé sur un sol recouvert de papier canson. Calque des 19 images constituant un cycle. La prise de vue plongeante est légèrement oblique, ce qui explique l'effet de perspective des traits de repères. Cadence = 32 images par seconde

Source : MNHN, Paris

Dans la réalité l'animal prend appui simultanément en trois points. La portion moyenne est virtuellement « enrichie » par le transport de l'arrière et « appauvrie » par le départ vers l'avant, de telle sorte qu'elle est soumise à un effet de couple et constitue le pivot du système. C'est donc à ce niveau que le corps s'ancre sur le substrat par ses deux faces latérales. D'ailleurs, chez les Vipéridés africains, les écailles portent à cet endroit des carènes obliques d'avant en arrière et de haut en bas. Cette disposition tégumentaire a en outre l'avantage de constituer un frein tangentiel lors de l'arrivée latérale du segment en position d'appui.

Le déroulement latéral a pu être comparé au principe du bandage de roulement des autochenilles, où chaque point passe par une phase immobile par rapport au sol et une phase mobile sans pourtant rompre la continuité du mouvement. On sait que l'avantage de ce procédé sur la simple roue réside dans la multiplication des contacts en arc-boutements, en particulier lorsque le sol est accidenté, glissant ou mouvant. Le soulèvement des portions mobiles chez les Serpents suppose une légère torsion au niveau des « charnières ». Ceci est nettement visible sur un Serpent dont la ligne médio-dorsale est matérialisée par un dessin (ex. : *Natrix*, fig. 106).

FIG. 105. — Calque des 19 images superposées constituant un cycle complet de déroulement latéral chez *Natrix maura*.

FIG. 106. *Natrix natrix*. Déroulement latéral sur un sol plan et lisse. Calque de photographie. Le dos est marqué par un trait noir, ce qui met en évidence la torsion. Les portions soulevées sont indiquées par de petites flèches.

On peut comparer le mouvement en accordéon au déroulement latéral en utilisant la notation de Marey (fig. 107). Si nous divisons arbitrairement de l'avant vers l'arrière le corps en quatre zones, l'analyse d'une séquence cinématographique nous montre : dans le cas de l'accordéon une alternance dans les appuis simultanés entre les zones extrêmes et les zones centrales ; dans le cas du déroulement latéral, aucune des zones n'est totalement en appui à un instant donné, l'appui se figurant alors par une ligne oblique qui atteint progressivement tous les points du corps dans le sens cranio-caudal. Par là ce type de reptation se rapproche de la progression par ondulation latérale.

Source : MNHN, Paris

FIG. 107. — Comparaison du déplacement « en accordéon » et du déroulement latéral en utilisant la notation de Marey.

Le déroulement latéral a été décrit d'abord chez les Vipéridés du désert : Crotalinés (*Crotalus cerastes*) et Vipérinés (*Cerastes, Bitis*). La frayeur pousse certains Colubridés à utiliser sur une surface plane ce type « rationnel » de déplacement (observations de Brain, 1950, sur *Boaedon fuliginosum*, de Lüdicke, 1960, sur *Thamnophis sirtalis*). Les figures que nous présentons ici sont extraites d'un film réalisé avec *Natrix maura* (fig. 103, 104, 105). La différence essentielle entre le comportement des Vipéridés et des Colubridés au cours de ce mouvement réside dans la moindre flexion des derniers. La Vipère à cornes (*Cerastes cerastes*) se déplace en restant groupée, les flancs se touchant presque entre les flexures c'est-à-dire que la valeur de D (« l'enjambée ») est minimum, et la surface en frottement statique maximum. Il y a généralement deux cycles synchrones entre la tête et la queue. La régularité de la vitesse, le mode de changement de direction par pivotement sur une zone bloquée, et jusqu'au bruit des écailles venant successivement s'ancrer sur le substrat, tout évoque une autochenille. Chez la Couleuvre vipérine la vitesse est considérable (grande valeur de D), et les zones de contact réduite à quelques segments entre lesquels de larges portions du corps sont soulevées, la torsion étant visible à l'œil. L'énergie dépensée doit être considérable, une partie étant d'ailleurs perdue en dérapage, au cours de cette réaction instantanée de fuite en terrain découvert.

Ondulation horizontale.

Nous avons dit plus haut pourquoi les pressions exercées par les faces latérales étaient plus efficaces que celles exercées par la face ventrale. Ce qui oppose ce mode de reptation aux autres — le déroulement latéral constituant à cet égard une transition — c'est le déplacement continu du corps par rapport aux points d'appui : il n'y a plus trace de mouvement alternatif, le tégument latéral est pressé contre les reliefs du substrat tout en glissant, et le tégument ventral, toute aspérité escamotée, suit passivement. Tous les Squamates serpentiformes utilisent ce type de déplacement, les plus longs étant, nous l'avons vu, les plus efficaces. L'impression provoquée sur les observateurs entre probablement pour une large part dans le mystère qui entoure ces animaux. En effet, chaque point du corps passant par le même lieu, il en résulte une impression d'immobilité alors même que l'animal se déplace avec rapidité. Comme en outre ces animaux sont capables de rester de longues heures dans une fixité qui les fait se confondre avec l'environnement, leur départ évoque une sorte de passage brutal du monde inerte au monde animé. Il n'est donc pas étonnant que dans le cadre d'une mentalité pré-scientifique de tels phénomènes soient classés dans le surnaturel.

Ce principe de locomotion est illustré à des degrés divers selon le mode de vie. Il est strictement appliqué au cours de la nage, les ondulations étant symétrique. Par contre les inégalités du terrain déterminent localement, grâce aux informations transmises par le tégument, des accommodements dans le degré de flexion et dans la fréquence des ondes le long du corps. Chez les hyper-arboricoles stricts (serpents-lianes, ex. *Oxybelis*), la flexion n'est jamais très importante ; ils décrivent généralement d'amples courbes assurant un minimum de contact à leur corps extrêmement allongé. Ce sont des formes rapides, capables de filer presque en ligne droite dans le lacis des branches, contrairement aux Boïdés et Vipéridés arboricoles qui utilisent surtout la progression par accordéon et l'accrochage par constriction.

Source : MNHN, Paris

3) Exemples de spécialisations locomotrices.

Dans la majorité des cas les Serpents sont capables d'adopter l'un ou l'autre des types de locomotion énoncés ci-dessus, à l'exception peut-être du déroulement latéral, du moins sous sa forme achevée, car nous en avons enregistré l'ébauche chez un *Eryx*, boïnè à tendances souterraines. Le choix est déterminé par les circonstances, c'est-à-dire par les messages afférents nés dans les récepteurs extéroceptеurs et proprioceptеurs. Dans les conditions expérimentales il n'est pas rare de voir un Céraste placé au milieu d'une pièce sur une toile, démarrer par un mouvement en accordéon, passer à partir de la région antérieure au déroulement latéral, et, une fois le mur atteint, continuer en progression rectilinéaire. Gans a publié (1967) une remarquable photographie montrant un Colubridé très comparable à notre Couleuvre verte et jaune par les proportions, en train de grimper verticalement au tronc d'un arbre, non pas par constriction, mais par mouvements d'accordéon. Les possibilités offertes par cette gamme de moyens sont donc très étendues. Toutefois on peut déceler quelques types de spécialisations impliquant une limitation de cette gamme. Déjà les grandes Couleuvres (*Elaphe, Coluber*) sont relativement mal à l'aise sur un substrat plan et peu rugueux : elles s'épuisent en amples ondulations horizontales, progressant au prix d'un gaspillage d'énergie en dérapage que montre l'enregistrement cinématographique. Il est probable que l'absence d'hypapophyses dans la région post-cardiaque, supprime chez ces formes lourdes la présence des leviers ventraux indispensables à la formation de la voûte qui caractérise les portions soulevées dans le déroulement latéral chez *Natrix*.

L'arboricolisme.

De façon générale les Colubridés arboricoles, et surtout les Serpents-lianes possèdent une organisation musculo-squelettique engagée dans un sens qui restreint leur fonctionnement à l'ondulation horizontale : la musculature cutanée, et costo-cutanée est réduite, les côtes sont courtes, les faisceaux charnus réduits, et la longueur des tendons fortement accrue. C'est une forme que nous qualifierons d'hyper-arboricolisme par opposition aux Boïdès et Vipéridès arboricoles qui ne font qu'accommoder leurs possibilités constrictrices à la convexité des branches.

La nage.

Même la nage conduit à une restriction : alors que chez les Natricinés et certains Colubridés *s.l.* (ex. *Xenodon*), l'applatissement dorso-ventral, avec élargissement des gastrostèges, permet à la fois la nage en godille (mouvement composite avec une légère torsion) en eaux peu profondes, et le déplacement terrestre, avec utilisation du tégument comme élément moteur chez *Xenodon*, dans les formes de pleines eaux, comme les Hydrophiidés, capables de plonger, les mouvements sont purement horizontaux et le corps comprimé latéralement, ce qui détermine, par une réduction de la face ventrale et de la mobilité tégumentaire, une incapacité locomotrice dans un milieu terrestre.

Le fouissage.

Enfin les conditions particulières du milieu souterrain impriment à l'organisme qui y est bien adapté des modifications restrictives. Les Typhlopidés sont des fureurs véritables. On peut dire qu'ils ont poussé à l'extrême le type de déplacement par accordéon au niveau tégumentaire (progression rectilinéaire). Le complexe vertébro-costal, y compris les muscules axiaux, flotte dans un fourreau presque indépendant qui, par des mouvements alternatifs, détermine la progression. Le museau ébauche le trou par les mouvements de la tête, puis le corps s'engage et débute une progression « rectilinéaire ». Il est probable et nous avons l'espoir de le démontrer par la cinéradiographie, qu'à l'intérieur de ce fourreau, la flexion locale de l'axe vertébro-costal tend à augmenter le diamètre au niveau des appuis. En effet une radio de Typhlopidés, comme d'ailleurs de *Cylindrophis* (mais non d'*Anilius*), et d'Amphisbéniens, nous montre toujours une sinuosité de l'axe vertébral plus marquée que celle du tégument [1].

1. La queue ne joue jamais de rôle dans l'appui de l'animal, elle suit paisiblement, sans même entrer en contact avec le sol.

Source : MNHN, Paris

Nous aurions donc là une combinaison de « l'accordéon » au niveau axial, et de la « progression rectilinéaire » au niveau tégumentaire. Il est évident que cette spécialisation par indépendances de deux systèmes (reflétés d'ailleurs par la non-concordance entre le nombre de segments tégumentaires et le nombre de segments vertébraux (cf. Gans et Taub 1965, Gans et Alexander 1965), interdit une utilisation efficace de l'ondulation horizontale et plus encore du déroulement latéral. Ces animaux sont donc particulièrement malhabiles lorsqu'on les place en terrain découvert et impénétrable. Par contre, un grand nombre de formes souterraines n'utilise que l'ondulation latérale, le milieu ne nécessitant pas de perceussion pour sa pénétration (humus, boue, terriers de rongeurs). C'est en ce sens que nous distinguons nettement les fouisseurs-foreurs (Typhlopidés, Amphisbéniens, peut-être Uropeltidés et certains Aniliidés, mais nous n'avons pas vu d'exemplaires vivants) et les fouisseurs-ondulants (Sauriens apodes, Xenopeltidés, Eryeinés, *Calabaria*, *Micrurus*, *Atrastaspis*, *Calamaria* et bien d'autres). Chez ces derniers les modifications morphologiques restent superficielles, ils conservent l'essentiel des dispositifs musculo-squelettiques propres à leur groupe général, indépendemment de leur mode de vie, ainsi les Xénopeltidés ressemblent beaucoup aux Boïdés dont les spécialisations sont plus variées.

II. — BIOMÉCANIQUE VERTÉBRALE

1) Différents types de mouvements réalisés entre deux vertèbres.

Par rapport à un point, que nous situerons *a priori* en coïncidence avec le centre mécanique de l'articulation cotylo-condylienne, passent trois axes perpendiculaires deux à deux, dorso-ventral, transversal et antéro-postérieur. Ces axes peuvent être considérés comme axes mécaniques pour deux types de mouvement chacun : soit le mouvement de rotation, soit celui de translation. Nous allons donc examiner les possibilités réelles de ces deux mouvements pour chacun des trois axes (fig. 108).

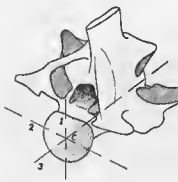

Fig. 108. — Les trois axes de mouvement passant par le centre condylien. 1, axe dorso-ventral ; 2, axe transversal ; 3, axe antéro-postérieur.

Axe dorso-ventral.

Mouvement de rotation.

La rotation d'un point périphérique de la vertèbre, l'extrémité d'une aile zygapophysaire, par rapport à l'axe dorso-ventral passant par le centre mécanique cotylo-condylien réalisent ce que nous appellerons la flexion latérale. Ce mouvement est permis par la forme du condyle, mais aussi par la direction radiale des facettes du système zygosphéno-zygapophysaire ; il est toutefois limité par l'extension latérale des ailes zygapophysaires qui entrent en contact après une course relativement courte. Sur le plan articulaire, il y a donc à la fois rotation du condyle dans le cotyle, et glissement des facettes zygosphéniennes et post-zygapophysaires sur les facettes zygantrales et pré-zygapophysaires. Sur os sec l'amplitude est de 10° environ chez un grand nombre de formes.

Source : MNHN, Paris

Mouvement de translation.

Ce mouvement est rendu impossible par l'alternance des trois sortes de surfaces articulaires en présence ; en effet dans le sens dorso-ventral, la facette zygosphénienne rencontre la facette zygantrale, la facette post-zygapophysaire la facette pré-zygapophysaire, et la surface cotylienne la surface condylienne. Tout effort dans ce sens ne détermine que des pressions mutuelles de ces facettes, ou bien une flexion dorso-ventrale.

Axe transversal.

Mouvement de rotation.

La rotation d'un point périphérique, telle l'extrémité de la neurépine, autour d'un axe transversal passant par le centre cotylo-condylien détermine ce que nous appellerons une flexion ventrale (à concavité ventrale) ou une flexion dorsale (à concavité dorsale). Ces mouvements sont parfaitement possibles dans des limites que nous préciserons plus loin, en raison de la forme sphéroïdale du condyle et des surfaces zygapophysaires (ou de leur inclinaison) ainsi que de l'orientation des surfaces zygosphéniennes. Toutefois ils sont habituellement limités soit à des régions particulières (limite cranio-vertébrale), soit à des formes exceptionnelles (*Chondropython* par exemple). De toutes façons, malgré leur rôle effacé dans les mécanismes propulseurs, ils subsistent, même sous forme réduite, et assurent à la colonne vertébrale un accroissement de souplesse lors de la locomotion sur un substrat accidenté.

Sur l'os sec l'amplitude est de 5° en direction ventrale, 7° en direction dorsale chez le Python.

Mouvement de translation.

La congruence de l'articulation cotylo-condylienne rend ce mouvement impossible. Tout effort dans ce sens détermine donc une flexion latérale.

Axe antéro-postérieur.

Mouvement de rotation.

La rotation d'un point périphérique de la vertèbre, neurépine ou extrémité d'une aile zygapophysaire, par rapport à l'axe antéro-postérieur caractérise une torsion. Celle-ci est très limitée entre deux vertèbres successives à cause de la position respectives des facettes dans le système zygosphéno-zygapophysaire. Chacun de ces couples de facettes (zygosphène-zygantrum, pré-zygapophyse-post-zygapophyse) empêche à lui seul ce type de mouvement. Seul le jeu mécanique de l'os sec nous en révèle une faible possibilité. Nous verrons plus loin combien la torsion constitue un danger immédiat pour un organisme serpentiforme. De façon générale on sait que pour des raisons anatomiques (présence de centres ou de conducteurs nerveux), les formes naturelles ne peuvent se permettre une grande latitude dans ce type de mouvement.

Mouvement de translation.

L'étirement et la compression sont les deux expressions contraires de ce mouvement. Sur l'os sec la première est parfaitement libre. Le danger organique qu'elle représente est donc nécessairement compensé par des dispositifs musculo-tendineux compresseurs. Nous reviendrons sur l'importance de ceux-ci dans le cinétisme. La compression est évidemment limitée par les butées osseuses (condyle au fond du cotyle, zygosphène au fond du zygantrum), elles-mêmes d'abord amorties par l'écrasement des cartilages ou la distension des capsules articulaires.

Il nous apparaît en conséquence que quatre mouvements doivent être considérés entre deux vertèbres consécutives :

— une rotation suivant l'axe dorso-ventral (flexion latérale) ;
— une rotation suivant l'axe transversal (flexion dorso-ventrale) ;
— une rotation suivant l'axe antéro-postérieur (torsion) ;
— une translation suivant le même axe (étirement — compression).

Source : MNHN, Paris

Mais, de ces quatre mouvements, les deux derniers sont virtuels car leur possibilité au niveau de l'os sec contredit leur insignifiance, pour des raisons de sécurité, sur l'animal. Ce qui suppose l'existence de dispositifs extra-osseux empêchant ou limitant beaucoup leur extension. Nous devons donc en tenir compte, tout comme les deux autres, dans une interprétation fonctionnelle de l'organisation musculo-squelettique.

On peut déjà supposer que les deux premiers types de mouvements (le second étant ici divisé en deux pour l'analyse) interviennent dans la cinétique de l'organisme, alors que les deux derniers interviennent dans la statique.

2) Limites des mouvements de la colonne vertébrale.

La mesure des possibilités de mouvement a été réalisée sur os sec (cf. Technique), en prenant la précaution de ne jamais provoquer une déhiscence au niveau de chacun des joints cotylo-condyliens. Pour un faible nombre de segments, une quizaine, on obtient des courbures relativement importantes dans le plan sagittal comme dans le plan horizontal.

Flexion dorso-ventrale (fig. 109).

En mesurant l'écart d'un point situé sur le plan de référence de chaque vertèbres (extrémité de la post-zygapophyse) au plan de référence des vertèbres de la portion non fléchie (position horizontale), on se rend compte que l'amplitude est plus grande en flexion ventrale, alors que la courbure est moindre. En effet, le niveau zygapophysaire se trouve dans le secteur comprimé en flexion dorsale, et dans le

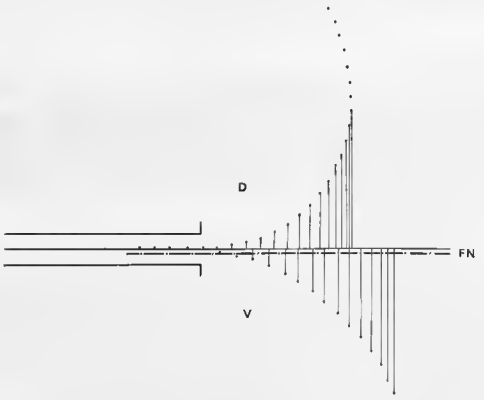

Fig. 109. — Limite de la flexion dorso-ventrale chez *Python*.
Calques sur deux photographies en vue latérale droite de la position des extrémités post-zygapophysaires d'un fragment de colonne sèche. En trait continu le plan de référence ; F.N., position de la fibre neutre.

Source : MNHN, Paris

secteur étiré en flexion ventrale, et le rapport entre l'écart réalisé au cours de ces deux mouvements est légèrement en faveur de la flexion ventrale. Ainsi la fibre neutre du système se situe peu au-dessous du plan de référence, comme le centre de gravité de chaque vertèbre (fig. 113). Anatomiquement, cette fibre moyenne se place vers le milieu du canal neural chez les Boïdés, un peu plus près du plancher neural chez les Vipéridés et Colubridés. La moelle épinière subit donc un minimum de compression ou d'étirement.

Flexion latérale.

En flexion latérale, la fibre neutre passe dans le plan sagittal ; comme la moelle épinière est presque cylindrique, elle ne souffre pas plus de ce mouvement que du précédent, malgré des courbures plus accentuées (fig. 110).

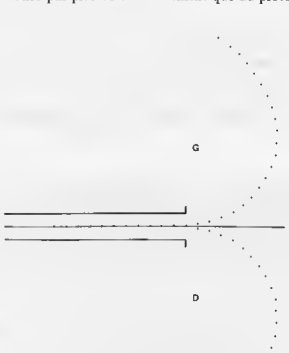

FIG. 110. — Limite de la flexion latérale gauche (G) et droite (D) sur une portion de colonne vertébrale sèche chez *Python*.

Les performances obtenues sur la colonne sèche comparées aux documents radiographiques pris sur le vivant ou le cadavre mettent en évidence l'accentuation des courbures réelles, quoique nous ayons poussé le mouvement sur l'os sec jusqu'à la limite de la déhiscence. Ceci nous permet de supposer que l'articulation condylienne ne fonctionne pas rigoureusement selon le principe « ball-and-socket », malgré la congruence des surfaces en présence, les mouvements intervertébraux n'admettant pas un centre unique, hypothèse confirmée plus loin. D'ailleurs nous avons décrit indépendamment quatre mouvements possibles par rapport à un centre géométrique, *a priori* en coïncidence avec le centre mécanique du condyle, mais la combinaison de ces mouvements par exemple la translation longitudinale par déboîtement (même minime), la rotation autour de l'axe dorso-ventral et la rotation autour de l'axe longitudinal, entraîne un déplacement continu du centre cinétique. Il y a alors, à chaque instant du mouvement combiné, un centre instantané, et la succession des positions de ces centres décrit dans l'espace une trajectoire plus ou moins complexe.

Source : MNHN, Paris

Malheureusement, les techniques ne sont pas suffisamment élaborées pour enregistrer directement cette trajectoire, ni la construire graphiquement comme on peut le faire sur un segment de membre, car les mouvements unitaires, entre chaque vertèbre, sont, nous l'avons vu, très peu importants. Même sur de gros Serpents le déplacement est trop minime pour faire l'objet de relevés suffisamment précis.

Torsion.

La mesure de la torsion a été obtenue par le même procédé, la colonne étant immobilitée par des épingles clouées sur une planchette. Une rotation de 50° est obtenue par le cumul des mouvements individuels de 40 vertèbres chez *Pyhton* (fig. 111).

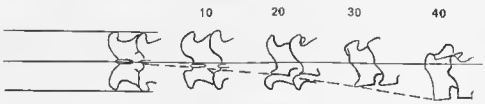

FIG. 111. — Mesure de la torsion sur une colonne vertébrale sèche de Python (portion de 40 vertèbres). Calque de photographie en vue dorsale.

On trouve là encore une illustration de la sommation intervenant même pour une faible portion de colonne. Toutefois, contrairement aux mouvements de flexion, la torsion paraît plus limitée dans la réalité que sur la colonne sèche. En effet, l'essentiel du jeu laissé libre entre les facettes zygapophysaires, zygosphéno-zygantrales et condylo-cotylienne est supprimé par l'épaisseur des cartilages articulaires, c'est-à-dire que ce mouvement est amorti grâce aux propriétés élastiques du cartilage. Ce qui en subsiste peut intervenir dans certaines phases du déplacement (par exemple dans le déroulement latéral chez *Natrix*).

3) Analyse mécanique des mouvements de l'axe vertébral.

Flexion latérale.

Nous avons vu plus haut que ce mouvement était prédominant chez les Serpents comme d'ailleurs chez tous les Tétrapodes inférieurs. L'analyse révèle l'importance de ce mouvement dans l'exercice de la locomotion ondulante perfectionnée que pratiquent les Squamates serpentiformes. Ces raisons expliquent que nous allons rencontrer non des modifications importantes, mais des détails assurant une efficacité mécanique meilleure que celle rencontrée chez les formes quadrupèdes pour ce type de mouvement. A l'état pur, il s'effectue dans un plan horizontal, rotation d'une pièce vertébral autour d'un axe vertical passant par le centre mécanique du condyle situé à l'arrière. Comme nous avons vu plus haut, la rotation de cette articulation diarthrodale condyle-cotyle, s'accompagne du glissement des surfaces zygapophysaires. Bien que relativement limitée entre deux vertèbres successives, la flexion latérale est de loin le mouvement le plus ample grâce à l'effet de sommation des mouvements individuels.

L'efficacité mécanique dépend de deux facteurs, la longueur des bras de levier à l'extrémité desquels s'exercent les forces rotatrices, et l'existence de guides rigides supprimant la nécessité d'un contrôle par des moyens consommateurs d'énergie.

Il est évident que le procédé le plus efficace pour fléchir un segment, lui appliquer une force perpendiculaire à son axe, est ici totalement irréalisable. Chez tous les Vertébrés la flexion latérale de l'axe est obtenue par des forces principalement longitudinales issues, par exemple chez les Poissons, de la contraction des fibres myotomiques insérées sur les cloisons myoseptales (Nursall, 1956, Wil-

Source : MNHN, Paris

lemse, 1959) [1]. Le mouvement échappe à l'aléatoire qui risque d'être préjudiciable à la moelle épinière, grâce à la contention des segments vertébraux en une baguette élastique. Avec les Têtrapodes, l'accroissement de l'autonomie des pièces vertébro-costales, modifie considérablement le problème. Les myosceptes s'estompent, disparaissent, et les faisceaux musculaires prennent insertion sur le squelette (pour le détail de cette évolution, voir Gasc 1967 c). Du même coup, indépendamment des bouleversements dans la répartition des actions antagonistes que nous évoquerons plus loin, les masse motrices se trouvent rapprochées du centre de mouvement, c'est-à-dire perdent en efficacité mécanique. Il y est remédié par l'accroissement des pièces squelettiques dans le sens transversal, et en particulier des points sur lesquels s'exercent les forces rotatrices. Dans le cas des quadrupèdes, les ceintures et surtout la pelvienne, voire l'arrière crâne, peuvent servir d'insertion pour des muscles fléchisseurs du tone, d'où l'existence de points nodaux dans les ondes de flexion (Roos 1964, Daan et Belterman 1968). Tel est aussi le sens de la différenciation du muscle ilio-costal. Moins économiques sont les points d'appui qui nécessitent leur immobilisation préalable comme la ceinture pectorale et les côtes. Chez les formes apodes, seules ces dernières pourraient jouer ce rôle. Aussi bien sont-elles, plus différenciées et plus robustes chez les Squamates serpentiformes que chez les quadrupèdes, et la musculature jointe plus complexe. Mais c'est surtout au niveau de la vertèbre que le perfectionnement est évident à partir d'ailleurs de caractères préexistants : la procélie, l'existence d'ailes latérales du toit neural, différenciées en un ensemble antérieur, muni de processus, et un ensemble postérieur.

Nous allons voir qu'il est difficile de dissocier le rôle de ces diverses parties qui nous sont apparues à l'analyse, fonctionnellement complémentaires.

Rôle du massif pré-zygapophysaire.

Nous avons insisté, en traitant de la morphologie, sur l'existence et le développement parfois extraordinaire d'un processus situé juste au-dessous de la surface pré-zygapophysaire. Il nous est apparu caractéristique des formes apodes (Gasc 1967 c, d). Si on considère une vertèbre isolée par rapport à un segment fixe constitué par l'ensemble de la colonne vertébrale qui la suit, toute force exercée à l'extrémité du processus pré-zygapophysaire selon une direction longitudinale (ou la composante longitudinale d'une force oblique) tend à déterminer une rotation de la vertèbre autour de l'axe vertical passant par le centre mécanique du condyle. Le bras de levier de cette force est mesuré par la distance séparant cet axe du point d'application. La force se décompose donc en une composante de stabilisation dirigée le long du bras de levier vers l'axe de rotation, et une composante de rotation, perpendiculaire à ce bras de levier (fig. 112). Nous voyons alors l'avantage que représente l'insertion des muscles fléchisseurs en un point antérieur plutôt qu'en un point postérieur de la vertèbre, puisque non seulement le moment de rotation est identique, mais encore qu'une partie de la force est employée à la fixation de l'articulation, à condition justement que celle-ci ait une forme lui permettant d'équilibrer par réaction cette composante oblique et, par suite, ne puisse se déboîter.

La condition la plus favorable est réalisée par une égalité entre les deux composantes, c'est-à-dire lorsque le bras de levier crée avec le plan sagittal un angle α de 45° (F sin α = F cos α), obtenu pour une certaine proportion entre la largeur antérieure de la vertèbre et la longueur utile du centrum : $L = \frac{la}{2}$, soit l'indice : $\frac{L \times 100}{la} = 50$. Pour une valeur supérieure à 50 on a une forte stabilisation (colonne se fléchissant peu mais très rigide) pour une valeur inférieure à 50 la colonne se fléchit beaucoup, mais

1. La conception de ces deux auteurs est très différente quant au rôle des myosceptes. Pour Nursall ils participent au système musculo-tendineux latéral en transmettant aux vertèbres les forces développées par les fibres des cases musculaires. Pour Willemse les myosceptes sont mécaniquement incapables de jouer ce rôle fléchisseur en raison de la faiblesse de leur insertion et de leur angulation ; selon lui la flexion latérale des Poissons est due à la résistance de la colonne vertébrale, incompressible et élastique, aux tensions longitudinales développées par les masses musculaires homolatérales, ce qui crée un moment de rotation autour d'un axe vertical, phénomène comparable à la flexion d'un bilame métallique à certaines températures. Il n'y a donc pas de système musculo-tendineux, les myosoptes servent simplement d'armature interne, au même titre que le tégument, constituant une gaine externe de contention.

Source : MNHN, Paris

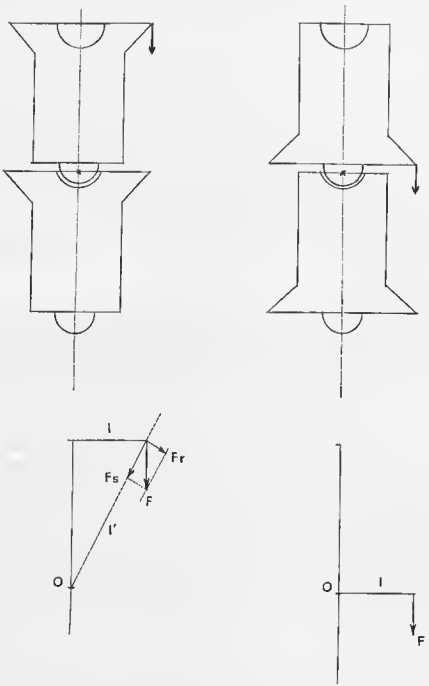

FIG. 112. — Décomposition d'une force F longitudinale exercée à l'extrémité d'un levier osseux situé, sur la figure de gauche, en avant de la vertèbre, sur la figure de droite en arrière.

Source : MNHN, Paris

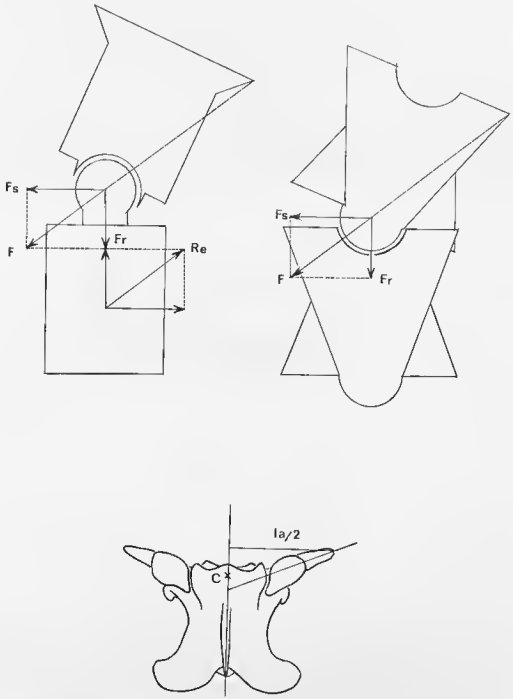

FIG. 113. — En haut : influence de la procélie sur la résistance au cisaillement par les forces de stabilisation. En bas : Orientation et longueur du levier prézygapophysaire chez *Coluber viridiflavus*. Fr, composante de rotation ; Fs, composante de stabilisation ; Re, réaction du corps de la vertèbre.

Source : MNHN, Paris

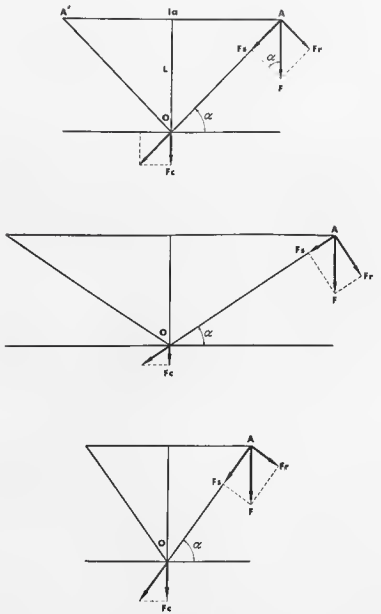

FIG. 114. — Soit une vertèbre mobile autour de 0 par rapport au reste de la colonne vertébrale supposée fixe, et F, la force musculaire (ou la composante longitudinale d'une force) exercée à l'extrémité du processus prézygapophysaire. Dans le solide A'AO, le côté AO représente la ligne idéale joignant l'extrémité du processus prézygapophysaire au centre de rotation du condyle. Il constitue un axe mécanique selon lequel la force F se décompose en une composante de rotation Fr, responsable du mouvement, et une composante dirigée selon l'axe AO, responsable de la stabilisation de cet axe en O. Cette dernière se décompose à son tour en O, la composante Fc, dirigée selon l'axe du segment vertébral suivant, constituant une force de compression antéro-postérieure, ou de stabilisation des articulations condylo-cotyliennes. Elle est d'autant plus grande que l'indice $\frac{L \times 1000}{Ia}$ s'accroît.

Source : MNHN, Paris

sa fermeté est faible [1]. La valeur de cet indice permet donc de supposer non seulement le type dynamique auquel appartient un animal, mais aussi, chez un même individu, de faire ressortir le rôle de certaines portions de la colonne vertébrale. C'est ainsi que l'examen des courbes correspondant à la variation intracolumnaire de cet indice nous montre (fig. 6, 16, 25, 31, 33, 34) :

— qu'il s'écarte peu de 50 chez les Hénophidiens, Cénophidiens et les Scolécophidiens.

— que ses valeurs maxima se situent aux deux extrémités de la colonne présacrée chez les Hénophidiens et Cénophidiens, à l'extrémité postérieure seulement chez les Scolécophidiens.

La constatation de la signification mécanique de cette relation entre la longueur des centra et la largeur antérieure hors-tout du toit neural, nous incite donc à penser que les leviers pré-zygapophysaires fonctionnent principalement par rapport à un centre de rotation situé caudalement (traction vers l'arrière). En outre, ces processus sont projetés vers l'avant, dépassant souvent par leur extrémité le niveau du centre mécanique cotylien, de telle sorte que l'axe du processus forme un angle d'environ 20° avec un plan transversal (fig. 114). Cette disposition a pour effet d'augmenter le bras de levier vis-à-vis du centre de rotation, mais permet de plus après la flexion de conserver sa longueur pour le rappel

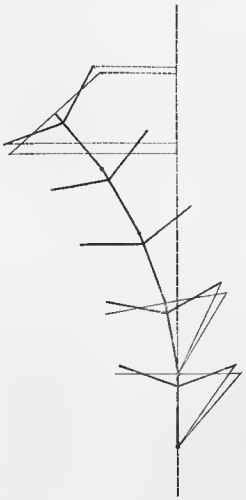

FIG. 115. — Effet de l'orientation du levier prézygapophysaire sur les conditions de retour après flexion latérale.

1. Rappelons que nous faisons abstraction dans ce chapitre des incidences dues à la disposition réelle des faisceaux musculaires.

Source : MNHN, Paris

vers l'avant. En effet pour une flexion entre deux vertèbres la valeur de ce bras de levier (cosinus de l'angle formé avec un plan transversal) est comprise entre cos $20^{o} = 0{,}940$ et cos $10^{o} = 0{,}985$ alors que pour un levier transversal elle passerait de cos $0^{o} = 1$ à cos $10^{o} = 0{,}985$.

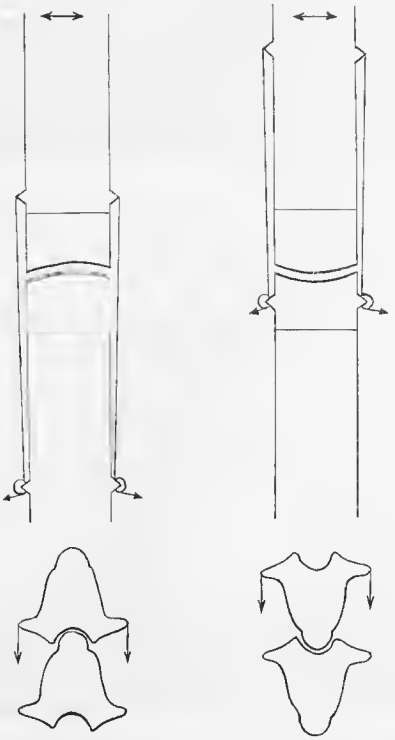

Fig. 116. — Comparaison entre le dispositif utilisé par Roud pour montrer le rôle morphogénétique des sites d'insertion et l'association entre la procélie et les leviers prézygapophysaires.

Source : MNHN, Paris

Dès qu'on envisage la flexion entre cinq vertèbres (fig. 115) si nous prenons comme centre de rotation le condyle de la première, la disposition oblique du processus pré-zygapophysaire accentue l'avantage mécanique par rapport à la disposition transversale du côté concave comme du côté convexe.

Il y a donc une relation entre l'amplitude de la flexion et l'orientation des processus pré-zygapophysaires, surtout si l'on sait par ailleurs que la distance séparant le point d'application de la force du centre de rotation s'étend souvent sur un grand nombre de vertèbres.

La forme de l'articulation condylienne.

La procélie est un type d'articulation choisie par les Serpents et probablement très tôt indépendamment puisqu'il n'est pas général chez les Sauriens. Si l'amphicélie, même accommodée de dispositifs cartilagineux comme chez *Sphenodon*, ne paraît pas favorable aux problèmes mécaniques posés par la vertèbre ophidienne, on pourrait se demander pourquoi la procélie l'a emporté sur l'opisthocélie. Une expérience de Roud, rapportée par Govaerts (1962) nous a paru particulièrement intéressante pour jeter une lumière sur cette question. Dans un esprit de morphogenèse expérimentale, Roud cherchait à savoir si la proximité ou l'éloignement des insertions musculaires ne pouvaient retentir sur la forme d'une articulation. Les deux segments étant figurés par des lattes de bois et les surfaces articulaires par un enduit de plâtre mélangé à de la pierre ponce pulvérisée, il avait observé que la concavité se constituait du côté le plus proche de l'insertion (fig. 116). Ce résultat est parfaitement conforme à l'articulation centrale en prenant comme insertion l'extrémité des processus pré-zygapophysaires, sollicités soit vers l'arrière (*mm. levator costae, interarticularis inferior*), soit vers l'avant (*mm. longissimus dorsi, interarticularis inferior*). Par ailleurs, les composantes de fixation étant très importantes chez les Serpents (et nous verrons plus loin qu'elles sont indispensables par plusieurs points) un condyle antérieur, pièce fixe par rapport à la pièce mobile qui le précède, subirait au niveau du col un effort de cisaillement. Au cours de la flexion, en effet, la poussée stabilisatrice oblique vers l'arrière créerait de la part du corps vertébral une réaction (fig. 113). Dans le cas d'un condyle postérieur le danger est écarté puisque l'axe du col n'est pas perpendiculaire à la composante transversale de la force de stabilisation. Par contre cette composante fait naître un risque de déboîtement, c'est-à-dire d'un mouvement de translation selon un axe transversal.

La solution la plus simple consiste à assurer la parfaite congruence des deux surfaces en présence, et l'enveloppe du condyle sphérique au moins jusqu'à son équateur. Certains joints sont de ce type dans les machines, par exemple la rotule du pied photographique.

Cette solution renferme des inconvénients majeurs comme de limiter le débattement par butée du bord cotylien contre le col condylien et d'augmenter inutilement les surfaces en contact, ce qui, sous l'effet du frottement, tend à les ovaliser par usure. Le blocage transversal est obtenu, nous avons-nous vu, par un autre moyen : le bloc zygosphénien projeté en avant du cotyle absorbe la composante transversale même si le condyle est partiellement déboîté, ce qui peut survenir lors de la combinaison d'une translation antéro-postérieure et d'une flexion latérale. Cette combinaison de mouvement pourrait se produire au cours d'une flexion exagérée, déplaçant le centre de rotation latéralement, les surfaces zygapophysaires n'étant presque plus en contact du côté de la convexité. On peut noter que dans ce cas le zygosphène intervient comme une sécurité supplémentaire, car ses facettes sont à peu près égales dans le sens antéro-postérieur à celles des zygapophyses, mais, étant plus proches du centre de rotation, elles sont toujours en contact alors même que les facettes zygapophysaires sont complètement déboîtées (fig. 117). Ceci par contre-coup, permet de limiter l'extension de ces dernières dans le sens antéro-postérieur à des dimensions raisonnables, sinon la post-zygapophyse viendrait buter plus tôt contre l'arc neural, la pré-zygapophyse léserait alors le nerf rachidien.

La flexion dorsale (terme correspondant à celui d'extension de la colonne vertébrale).

Ce mouvement, qui permet au Serpent d'élever une fraction antérieure de son corps au-dessus du plan du sol, soit pour gagner un point d'appui plus élevé, soit pour augmenter le champ exploré par la tête et préparer une action de défense ou d'attaque, sollicite évidemment des éléments musculo-

Source : MNHN, Paris

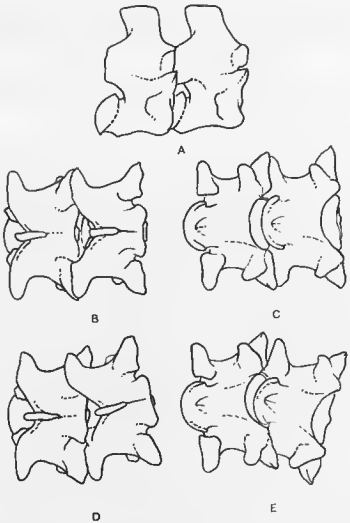

FIG. 117. — Déboîtement des vertèbres chez *Python*.

En A, B, C, par une élongation, déboîtement de l'articulation cotylocondylienne compatible avec le maintien du système zygosphéno-zygapophysaire.

En D et E, déboîtement accompagné d'une flexion latérale, avec déplacement du centre de rotation, sans pour autant causer la torsion et le cisaillement de la moelle épinière.

tendineux placés au-dessus du centre condylien. L'efficacité mécanique pour ce mouvement est donc fonction de certains caractères inscrits sur la portion dorsale de la vertèbre.

En considérant une vertèbre, schématisée par sa face craniale, comme l'équivalent d'une section dans une poutre, et sachant que la fibre neutre unissant les centres de gravité des segments se situe vers le milieu du canal on peut connaître la signification de certains traits qui opposent la vertèbre des Ophidiens à celle des Lézards. Lorsqu'on dispose côte à côte des vertèbres du tronc (V_{16}) d'un Iguane, d'un Varan et d'un Python (fig. 118, voir aussi Hoffstetter et Gasc 1969, fig. 41), on met en évidence la forte disparité des types structuraux des sous-ordres, malgré les différences morphologiques entre Varan et Iguane. Chez les Sauriens, les surfaces de guidage articulaire (zygapophyses et zygosphène) et les leviers périphériques (neurépine, synapophyse) sont situés largement au-dessus du centre de rotation, alors que chez les Serpents (et les exceptions, nous le verrons, confirment la règle), seules les surfaces de guidage sont au-dessus du centre, les synapophyses étant au même niveau ou bien au-dessous.

Source : MNHN, Paris

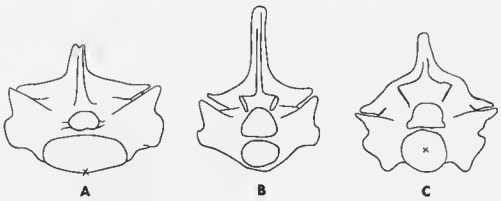

FIG. 118. — Comparaison morphologique entre la vertèbre des Sauriens et celle des Serpents. A, *Varanus* ; B, *Iguana* ; C, *Python*.

La position haute de l'ensemble de guidage est en rapport avec la suspension de la colonne vertébrale des Sauriens entre les deux piles des membres. En effet, nous avons vu que les parties de la vertèbre qui surmontent ces surfaces de guidage sont occupées par des dispositifs musculo-tendineux (système du transversaire épineux). Par conséquent, la distance qui sépare le centre de rotation du plan de référence zygapophysaire constitue un bras de levier agissant dans le sens de la flexion dorsale [1] (fig. 119). Approximativement, l'efficacité de ce levier est fonction du carré de son module. On comprend

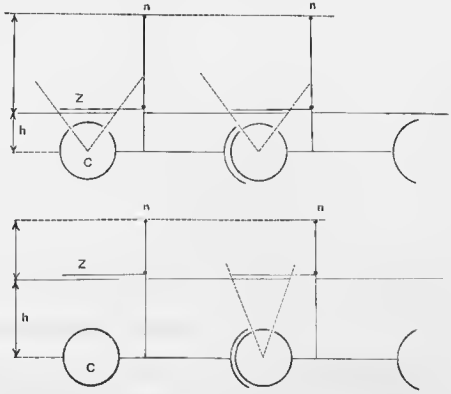

FIG. 119. — Comparaison entre la construction de la vertèbre des Serpents (en haut) et celle de la vertèbre des Sauriens (en bas). c., centre condylien ; h., levier minimum sur lequel agissent les dispositifs de tension ; n., extrémité de la neurépine ; z., ligne zygapophysaire.

1. Remarquons que chez le Varan, la forme du condyle en coupole dorsale, à faible rayon de courbure, rejette le centre de rotation en un point de l'espace situé très ventralement ; ceci augmente encore le bras de levier.

Source : MNHN, Paris

alors l'importance de la disposition saurienne dans la résistance à l'effondrement. Il ne s'agit pas tant chez eux de pouvoir effectuer une flexion dorsale (pratiquement inexistante en raison de la forme ellipsoïdale du condyle) que de réaliser un système de tension entre les piliers zonaux. En outre, ces animaux effectuant au cours de la locomotion des mouvements de flexion latérale, les surfaces de guidage ne sont pas verticales, mais obliques.

Les Serpents sont, au contraire des édifices effondrés, le bras de levier est sans inconvénient minimum. L'espace occupé par la masse musculo-tendineuse du transversaire épineux s'étend donc plus bas, plus près de la fibre neutre et du centre de rotation pour les couches profondes (augmentation de la composante de stabilisation) plus latéralement pour les couches superficielles (augmentation de la composante transversale). Ainsi cette transformation conduit à une différenciation entre des couches à rôle distinct, ce dont nous parlerons plus loin, et, en ce qui concerne la flexion dorsale, à l'augmentation du volume des deux masses transversaires par leur extension latérale, permettant soit une action synergique dans la flexion dorsale, soit une action homolatérale dans la combinaison de la flexion dorsale et de la flexion latérale.

Par ailleurs, les surfaces de glissement zygapophysaires sont, chez les Serpents, voisines de l'horizontale, ce qui paraît contradictoire avec la possibilité de flexion dans un plan sagittal grâce à la sphéricité du condyle. Ici intervient la forme des surfaces zygapophysaires, qui ne sont pas planes comme on le dit classiquement, mais appartiennent à un ellipsoïde (voir Gasc 1967 c, Planches I, B et IV, C). De profil la projection de la facette pré-zygapophysaire admet un centre situé sur le même plan vertical que le centre condylien. Les conditions sont donc remplies pour permettre un glissement des zygapophyses conjugué à la rotation du condyle autour d'un axe transversal. On peut voir aussi un avantage de la position basse des surfaces de glissement dans la réduction de la course lors du mouvement, donc de la durée de frottement, mais aussi dans le plus grand débattement pour une même course, c'est-à-dire une même surface. Les vertèbres « œsophagiennes » de *Dasypeltis* (Colubridés s.l.) constituent une exception. Cet animal avale des œufs de dimensions considérables par rapport à son diamètre, au cours de la déglutition la coquille se trouve brisée par la pression qu'elle exerce sur les hypapophyses de quelques vertèbres situées au niveau du segment antérieur de l'œsophage (cf. Gans 1952, Gans et Oshima, 1952). Ces vertèbres illustrent un cas remarquable de convergence avec celles des Sauriens. En effet les surfaces zygapophysaires, fortement relevées par rapport au plan de référence (30°), sont situées très au-dessus du plancher neural, et les neurépines sont particulièrement hautes et longues (dans le sens antéro-postérieur). Tous ces dispositifs conduisent donc, comme chez les Sauriens, à permettre l'exercice de fortes tensions dans la portion dorsale de l'axe vertébral. Chez le Serpent, ces tensions, limitées à un secteur, assure le maintien de la rigidité de l'axe malgré la pression de l'œuf qui tend à fléchir celui-ci ventralement. Par conséquent, la convergence morphologique correspond à des conditions mécaniques voisines répondant à des exigences fonctionnelles différentes.

Après cette première approche des problèmes posés par la flexion dorsale, envisageons ce mouvement sous une forme simplifiée pour en dégager les conditions mécaniques essentielles. Nous avons dit, au début de ce paragraphe que la flexion dorsale se manifestait généralement entre une portion postérieure du corps de l'animal, restant sur son support, et la portion antérieure. On peut réduire le problème aux données suivantes : soit un segment fixe, reposant horizontalement sur le sol, et un segment articulé en O sur le précédent, pouvant prendre diverses angulations par rapport au plan du sol et à la direction du segment fixe.

La position du segment mobile est arrêtée par un dispositif de tension attaché à une pièce verticale s'élevant de O.

Graphiquement nous représenterons les segments par des segments de droite, et l'articulation par un point O. Trois plans perpendiculaires passent par ce point, le plan sagittal xOz, le plan horizontal zOy, le plan transversal xOy.

1er cas — la portion soulevée ne quitte pas le plan sagittal xOz (fig. 120).

A l'extrémité de la portion qui s'élève d'un angle α au-dessus du plan zOy s'exerce la liaison P. Celle-ci se décompose suivant la direction de la tension en une composante de flexion Ff, et, suivant

Source : MNHN, Paris

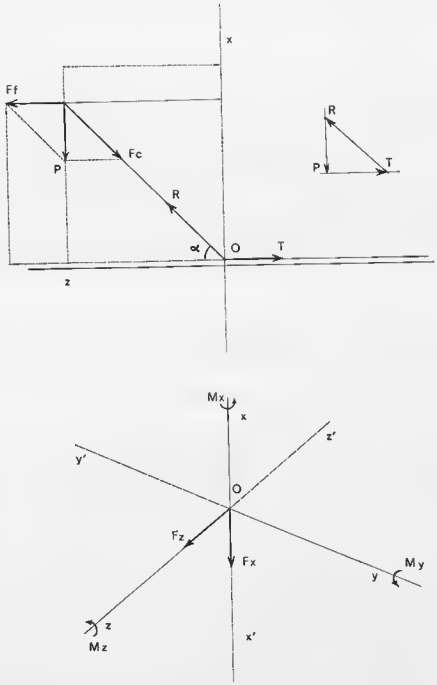

Fig. 120. — Flexion dorsale. 1er cas.
La portion soulevée est dans le plan sagittal. En bas, construction au point O et calcul des moments.

Source : MNHN, Paris

la direction du segment, en une composante de compression Fc. Si la portion reste immobile, le système est en équilibre grâce à l'exercice des forces T et R. Le polygone formé par P, R, T dessine un triangle.

On a : R (réaction d'appui) = -Fc
T (traction) = -Ff
$P = Fc \sin \alpha$
$Fc = \frac{P}{\sin \alpha}$
$Ff = P \cotg \alpha$

Par conséquent, lorsque l'angle α diminue les conditions d'équilibre deviennent plus contraignantes car Fc et Ff augmentent.

Au point O, supposé libre de toute liaison, nous pouvons calculer le moment principal suivant chacun des axes. Soit h la hauteur à laquelle le point A extrémité de la flèche est élevé au-dessus du plan zOy, et a la distance qui sépare la verticale passant par A de la verticale passant par O. Puisque la portion soulevée ne s'écarte pas du plan sagittal zOx, au point O, nous ne trouvons que deux résultantes principales en présence, l'une Fz sur l'axe zOz', l'autre, Fx, sur l'axe xOx'. Chacune est égale à la somme algébrique de leurs composantes.

Rappelons que le secteur positif de la figure est celui qui apparaît le plus proche au lecteur, c'est-à-dire que chacun des axes est orienté de telle sorte qu'ils paraissent venir du point O comme les lignes de fuite en perspective classique ; le secteur négatif est donc situé en arrière du plan de la figure.

$Fz = Ff - Fc. \cos \alpha$
$Fx = Fc \sin \alpha$
$Fy = O$

Le calcul des moments principaux doit tenir compte du bras de levier des forces en présence (le sens positif est inverse du sens des aiguilles d'une montre).

$Mz = O$
$Mx = O$
$My = h.\ Ff + a.Fc \sin \alpha$ (projection sur xOx')
$= h.\ P.\ \cotg\ \alpha + a.\ P$

C'est ce dernier moment de rotation qui est équilibré par les réactions.

Influence de la direction de la force de traction.

La direction de la force T = -Fs est déterminée par la hauteur relative du point d'insertion B des dispositifs qui maintiennent la flèche immobile. Appelons γ l'angle du triangle AOB, opposé au côté BO (fig. 121). Cet angle γ est, dans le cas qui nous intéresse, inférieur à α. La construction montre que l'équilibre ne peut être maintenu que par une augmentation considérable de la contrainte de compression et de l'effort de traction lorsque γ décroît, mais ni le vecteur principal, ni le moment principal ne varient.

Au point O, les réactions R et R' aux forces Fs et Fc se décomposent suivant les axes zOz' et xOx' (fig. 121). Les composantes horizontales s'annulent (égales et de sens contraire), quant aux composantes verticales, leur somme algébrique donne la valeur N de la réaction normale du sol à P. Donc, quelle que soit l'inclinaison des haubans, les réactions d'appui sont représentés par les deux composantes de N, et leur valeur relative ne varie pas. Par contre la diminution de l'angle α fait varier la valeur relative de ces composantes.

La composante horizontale de cette réaction N n'est autre chose que la force de frottement statique (voir p. 108). Par conséquent l'équilibre peut être rompu si 1 D-α devient supérieur à l'angle de frottement. En effet, dans ce cas la composante horizontale de l'action O dépasse la valeur limite de la force de frottement statique et la portion du dispositif qui repose sur le sol dérape vers la droite. Rappelons que la disposition des écailles ventrales augmente considérablement le frottement statique dans ce sens (cf. fig. 94).

Source : MNHN, Paris

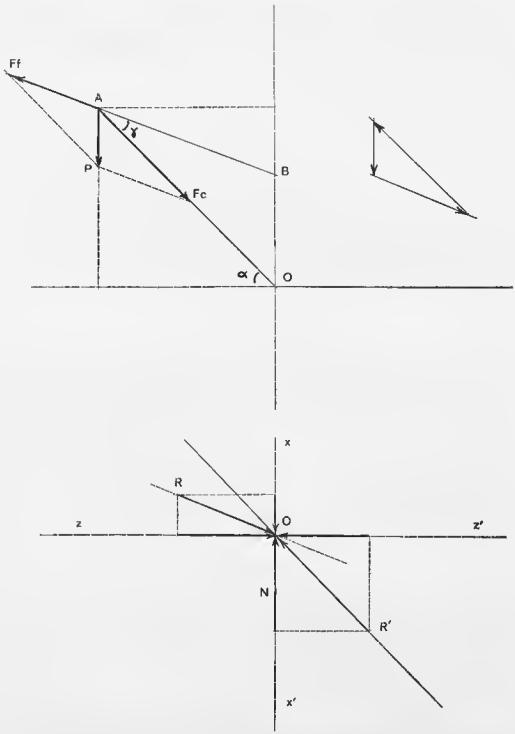

Fig. 121. — Flexion dorsale. 1er cas.
Influence de la direction de la force de traction. En bas construction au point d'articulation O entre portion soulevée et portion horizontale.

Source : MNHN, Paris

2e cas — la portion soulevée (fléchie dorsalement) s'écarte du plan sagittal.

La force P se décompose alors dans le plan xOz 1 qui forme avec xOz un angle β (fig. 122). La construction révèle l'existence de nouvelles composantes qui créent un moment Mz > O, b étant la distance entre la verticale passant par A et le plan sagittal. Pour que l'équilibre soit maintenu il faut annuler Mz au niveau de l'appui (fig. 122).

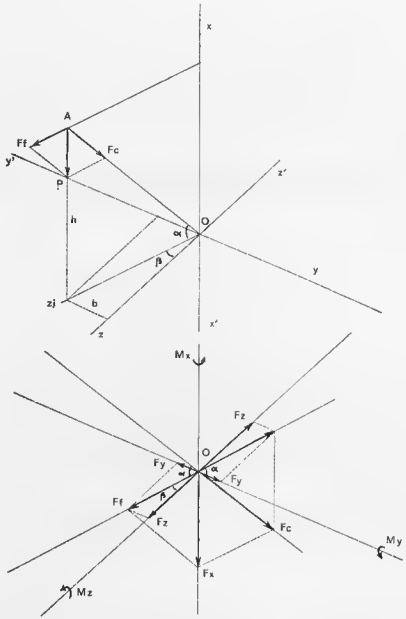

Fig. 122. — Flexion dorsale. 2e cas.
En avant du plan de la feuille : demi-axes. Ox — Oy — Oz
La portion soulevée s'écarte du plan sagittal. En bas, calcul des moments au point O.
My = moment de flexion dorso-ventrale ; Mz = moment de torsion autour de l'axe longitudinal.
ΣFx = Fc. sin α
ΣFy = Ff. sin β — Fc cos α. cos β
ΣFz = Ff. cos β — Fc cos α sin β

Source : MNHN, Paris

Les conditions sont particulièrement défavorables pour annuler ce moment à partir du segment horizontal au moyen de forces développées par des dispositifs longitudinaux (muscles), c'est-à-dire possédant une composante transversale (perpendiculaire à Oz) très faible.

Le calcul des résultantes principales ΣFx, ΣFy et ΣFz, et des moments principaux montre que pour une même hauteur h atteinte par l'extrémité de la flèche (α constant) le moment Mz (torsion autour de l'axe longitudinal) s'accroît, alors que le moment My (flexion dorso-ventrale) décroît, lorsque b augmente.

Donc, si un dispositif permet d'équilibrer au point O le moment Mz par un autre moyen que la tension des haubans, par exemple par un blocage articulaire, quelle que soit la position du segment mobile, une même hauteur h peut être atteinte avec une dépense énergétique moindre. Autrement dit, le problème de la flexion dorsale, sous la forme que nous avons envisagée de l'élévation de la portion antérieure du corps, est plus aisément résolu si, en possession d'un blocage articulaire dans le sens de la torsion autour de l'axe longitudinal, l'animal effectue simultanément une flexion latérale. C'est effectivement ce qu'on observe chez les Serpents, en particulier les Najas.

Le dispositif de blocage est réalisé par le système zygosphène-zygapophysaire. Dans l'exemple théorique analysé, la facette zygantrale gauche de la vertèbre de base du segment soulevé vient se bloquer contre la facette zygosphénienne homolatérale de la vertèbre qui suit (la première du segment fixe), tandis que la facette post-zygapophysaire droite vient s'appuyer contre la facette pré-zygapophysaire homolatérale de la vertèbre suivante. En réalité l'effet anti-torsion est réparti au niveau de plusieurs vertèbres successives, et c'est au niveau de ces contacts que les réactions d'appui que nous analyserons plus loin annulent le moment de torsion.

Flexion ventrale.

La flexion ventrale est possible dans une faible mesure. Mais plus encore que le mouvement réel, probablement limité dans les conditions ordinaires, nous allons nous attacher à décrire les conditions mécaniques qui détermineront le maintien d'un équilibre statique lorsque la portion fixe, du corps, supposée horizontale, est sollicitée par le moment fléchissant de la partie antérieure fléchie ventralement. On peut trouver ces conditions réalisées chez un Serpent arboricole, immobilisé dans l'attente d'une proie.

La figure 123 nous montre que pour une même angulation α et une même hauteur h d'attache des cables de tension, l'effort d'étirement est plus grand en flexion ventrale (position 2) qu'en flexion dorsale (position 1). Ceci n'est d'ailleurs qu'un cas particulier de l'influence de la variation de l'angle γ sur la valeur des contraintes. Plus γ est petit, plus les contraintes sont fortes ; or, en flexion ventrale, l'angle γ devient infime, car la hauteur h est toujours relativement faible (levier dorsal constitué par l'arc neural).

Rôle de la nature de « poutre articulée ».

Nous avons raisonné jusqu'à présent sur un segment rigide OA, analogue à une poutre simplement logée en O dans une cavité du segment fixe sur le sol, et maintenue dans des positions diverses par des cables partant d'un mât OX. Nous savons que dans la réalité cette poutre est composée de segments vertébraux possédant les uns par rapport aux autres, exactement les mêmes possibilités de mouvements que celles existant en O. Par ailleurs, les cables de tension, qui franchissent ainsi un grand nombre d'articulations, sont très faiblement inclinés par rapport à l'axe principal de la poutre, de telle sorte que toute flexion ventrale importante entre deux segments détermine nécessairement un effet de poulie.

Autrement dit, notre analyse doit tenir compte de la décomposition de l'ensemble en un grand nombre de petits segments correspondant chacun à un cas de figure. On s'aperçoit alors que les conditions sont beaucoup plus favorables qu'on pouvait le prévoir. En effet, une poutre rigide chargée à son extrémité (la tête) ne pourrait être longtemps maintenue par la simple tension de cables pratiquement parallèles à son axe : ou bien la tension des cables devient telle que la charge de rupture est dépassée, ou bien la compression au niveau de l'articulation qui résulte d'une tension forcenée des cables dépasse la résistance de celle-ci à l'écrasement.

Source : MNHN, Paris

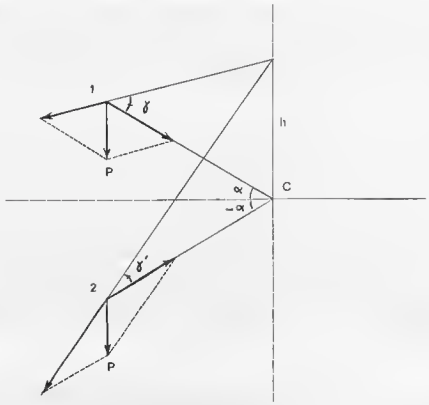

FIG. 123. — Comparaison entre les conditions de la flexion dorsale et celles de la flexion ventrale. Voir les explications dans le texte.

Par contre un système de poulies permet de maintenir l'angle γ à une valeur constante, et donc d'équilibrer facilement les résistances au niveau de chaque segment considéré comme libre, même au voisinage de l'extrémité. Bien entendu, celles-ci ne sont pas constantes, mais s'accroissent au fur et à mesure que le segment considéré est plus proche du point O, puisque ces résistances ne sont que les composantes du poids de la poutre (fig. 124).

C'est pourquoi l'avantage des articulations successives avec l'équivalent de poulies réside dans l'autonomie mécanique des segments distaux, et la « flexion cumulative », qui en résulte, mais par contre le danger de rupture dorsale et d'écrasement articulaire subsiste au niveau du point O. Aussi bien la flexion ventrale pure, c'est-à-dire en maintenant la poutre dans le même plan que la portion fixe, n'est-elle pas pratiquée par les Serpents, car, malgré la présence de muscles interneuraux puissants et du cordon tendineux dorsal formé par les tendons craniaux du demi-épineux, aucun dispositif osseux de sécurité n'empêche la rupture de la colonne. Pour cette raison un choc brusque porté de haut en bas sur un point dorsal d'un Serpent provoque, par réaction au niveau des centra incompressibles qui engendre un couple de flexion, une déhiscence des arcs neuraux et une rupture de la moelle épinière (fig. 125).

L'existence de formes arboricoles capables de maintenir des heures durant une large portion antérieure de leur corps dans un porte-à-faux impressionnant (cf. *Oxybelis*) semblerait infirmer ces conclusions. En réalité, la portion qui est ainsi maintenue dans le vide n'est jamais complètement rectiligne, mais elle montre au contraire plusieurs flexions latérales alternées, en particulier au niveau du dernier point d'appui. Ceci a pour effet, d'une part de diminuer le moment fléchissant total, d'autre part d'augmenter l'efficacité des muscles épaxiaux (*sensu stricto*), du côté concave parce que leur bras de levier est accru (voir rôle des processus pré-zygapophysaires), et du côté convexe parce qu'ils travaillent en résistant à l'étirement, donc en tension maximum. Enfin presque toute l'énergie musculaire est

Source : MNHN, Paris

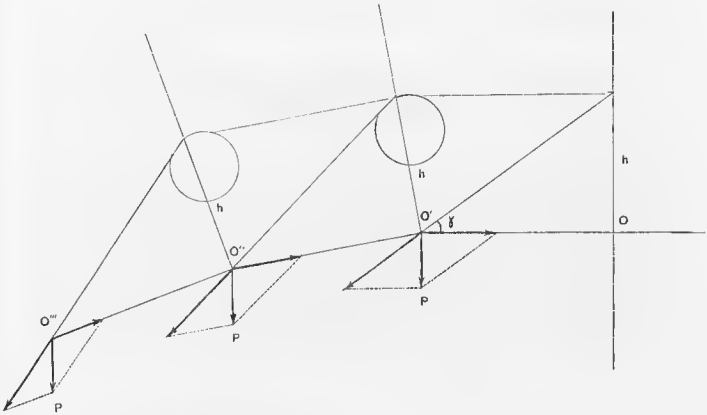

Fig. 124. — Flexion ventrale. Effet de poulie du à la constitution en poutre articulée. Chaque segment est ici supposé libre (en réalité la charge en O' est 3 P).

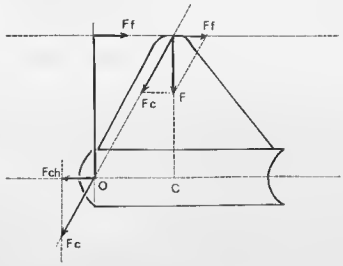

Fig. 125. — Effet d'un choc porté verticalement sur l'extrémité d'un arc neural.

C, centrum incompressible ; F, force appliquée sur la vertèbre ; Fc, composante de compression ; Ff, composante de flexion ; Fch, composante de compression horizontale (antéro-postérieure) ; O, centre mécanique du condyle.

Fch étant équilibrée par la réaction du centrum suivant, la force Ff détermine un cisaillement de la moelle épinière.

Source : MNHN, Paris

disponible pour résister à la flexion ventrale, puisque le moment de torsion est équilibré par le système zygosphène-pré-zygapophyse.

Torsion.

Le mouvement de torsion autour de l'axe longitudinal ne pourrait avoir de sens qu'à l'extrémité craniale de la colonne vertébrale, en permettant une mobilité plus totale. Mais nous venons de voir comment, chez les animaux dont les mouvements de flexion latérale sont prépondérants, la torsion tend au contraire à se produire spontanément, et doit, par conséquent, être limitée ou totalement équilibrée.

Nous avons vu que le système « zygosphène-zygantrum » n'est pas le seul à intervenir pour empêcher la torsion axiale. Bien qu'engagé, selon l'image classique, comme un tenon dans une mortaise le zygosphène ne possède pas un double jeu de facettes inversées [1]; les facettes zygapophysaires complètent son action (fig. 127). On sait que la présence de ce complexe anti-torsion n'est pas une caractéristique des Ophidiens (voir Gasc 1967, p. 83). En effet, un couple de torsion se développe au cours de la marche des formes quadrupèdes, surtout si celles-ci sont relativement voluminenses. Leur absence (voir fig. 118) chez les plus grands des Sauriens actuels (les Varans) pourrait paraître étonnante surtout si l'on tient compte de la longueur de leur colonne présacrée (29 vertèbres) et du volume du train antérieur. D'après l'examen de la face postérieure de la V_{16} figurée précédemment, le condyle par le dessin particulier de ses bords dorso-latéraux qui déforme la sphéricité de la portion centrale, joue, conjointement avec les facettes post-zygapophysaires, le même rôle qu'un complexe zygosphéno-pré-zygapophysaire inversé situé à l'arrière de la vertèbre (fig. 126). Il s'agit d'un dispositif fonction-

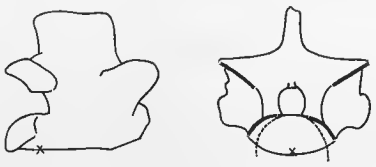

Fig. 126. — Dispositif anti-torsion chez *Varanus* (Sauriens) formé par les faces latérales du condyle et les facettes post-zygapophysaires.

nel analogue, mais différent par la morphologie. En celà aussi, les Varans se montrent donc très divergents du reste des Squamates. Il en résulte une efficacité de même ordre, à cette différence près que chez les Serpents le dispositif zygosphéno-pré-zygapophysaire peut fonctionner alors que le condyle est partiellement déboité (*vide supra*), ce qui est impossible chez les Varans, mais de toute façon, le déboitement est impensable chez un quadrupède.

Nous avons vu que la torsion axiale pouvait être induite par la flexion latérale combinée à une flexion dorsale. Les forces s'exerçant sur les facettes zygosphéniennes et zygapophysaires représentent les composantes de la force Fy (fig. 128). Chez le Python la construction nous montre que les axes de rotation axiale des bras de levier de l'une et l'autre composante, presque confondus, ne coïncident pas avec le centre axial du condyle. Ces axes de rotation se situent dans la portion dorsale du centrum, au voisinage du plancher neural. Il existe par conséquent au niveau du condyle une force parallèle et de sens opposé à celle appliquée à chaque facette. Chacun des deux couples de forces est équilibré par un couple inverse créé par les réactions d'appui; les facettes étant éloignées de l'axe de torsion le

1. Le toit du zygosphène peut toutefois jouer ce rôle au cours de la flexion latérale extrême.

Source : MNHN, Paris

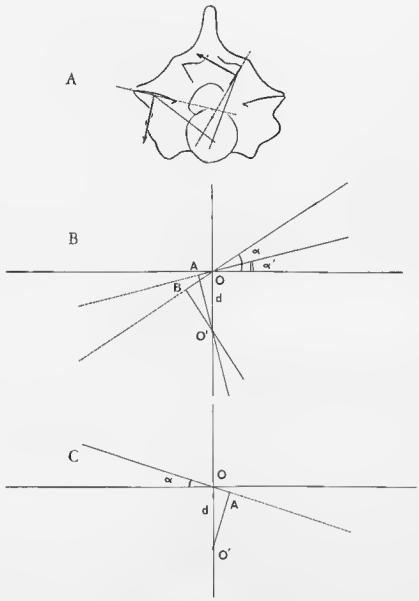

Fig. 127 — Rôle anti-torsion du système zygosphéno-zygapophysaire. Voir les explications dans le texte. O, centre du système ; O', centre mécanique du condyle.

moment de chaque couple est élevé. A partir de cette première analyse, un certain nombre de caractères observés en vue craniale, ou d'après une radiographie transversale d'une vertèbre, prennent alors une signification précise.

a) *Non-coïncidence entre les axes de torsion et l'axe longitudinal passant par le centre du condyle.*

La faible distance entre les axes de torsion et la fibre neutre statique de la vertèbre (approximativement le milieu du canal médullaire) réduit le risque de cisaillement de la moelle épinière au niveau intervertébral. En effet le déplacement respectif des bords du canal neural des deux vertèbres en présence est alors minime. Le condyle n'est donc pas une rotule mécanique, mais, au cours de ce mouvement, constitue une butée épousant la forme de la face inférieure d'une voûte ce qui explique la forme particulière du cotyle, très souvent largement ouvert en direction ventrale (fig. 133).

Source : MNHN, Paris

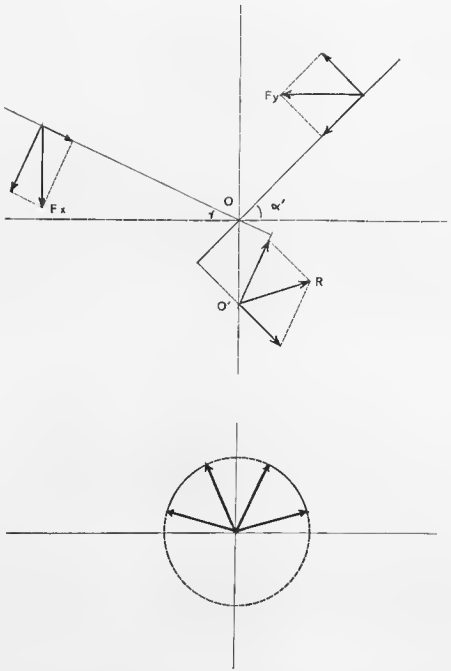

FIG. 128. — Construction de la force intervenant au niveau du condyle lors de la torsion, dans un cas limite d'inclinaison des facettes zygosphénienne et zygapophysaire.
En bas, les secteurs gauche et droit du cotyle soumis à une pression sont limités par les flèches.

Source : MNHN, Paris

b) *Orientation des facettes zygosphéniennes.*

Les facettes zygosphéniennes qui, chez les Serpents, regardent toujours en direction ventrale, font avec le plan de référence un angle supérieur à 40-45°, quelque soit la place systématique ou le mode de vie de l'animal ; cette valeur ne subit pas ailleurs aucune variation intracolumnaire [1]. Il semble qu'on puisse donner deux explications, ou, pour éviter toute formulation à tendance finaliste, tirer deux conséquences de l'existence de cette limite.

L'axe de torsion étant décentré par rapport au condyle, le cotyle subit une force qui est fonction du moment de la force appliquée sur la facette zygosphénienne ; la longueur l du bras de levier de cette force est elle-même fonction de la distance d séparant l'axe de torion de l'axe central et de l'angle α que forme la facette zygosphénienne avec le plan de référence, ce qui s'exprime par la relation $l = d. \sin \alpha$. Plus l'angle est petit, plus le bras de levier est court, mais le moment étant constant, le module de la force appliquée au cotyle est alors plus grand (fig. 127 B).

La seconde conséquence de cette angulation limite réside dans l'orientation de la force appliquée au cotyle. Un secteur ventral, sous-tendant un angle d'environ 45° de part et d'autre du plan sagittal se trouve épargné par les poussées résultant du rôle anti-torsion du zygosphène (fig. 128). Le cotyle fonctionne donc dans ce cas comme une voûte inversée (travaillant en tension et non en compression) en forme d'arc outre-passé.

En réalité il faut réduire encore le secteur travaillant, puisque nous n'avons pas tenu compte du couple créé par le blocage au niveau zygapophysaire.

c) *Orientation des surfaces zygapophysaires.*

Pour ce qui concerne le rôle anti-torsion, ou stabilisateur de ces facettes leur orientation, voisine de l'horizontale, avons-nous vu plus haut, détermine une poussée sub-verticale de bas en haut sur le cotyle. Le module de la force est en outre toujours élevé puisque le bras de levier est court ($l = d. \sin \alpha$) (fig. 127 C).

Par ailleurs, en nous reportant plus haut à l'analyse des forces responsables du mouvement de torsion (flexion dorsale conjuguée à une flexion latérale fig. 122), nous voyons que deux composante interviennent dans la création du moment Mz.

— la projection de Ff sur l'axe yOy' : Fy = Ff. sin β ;

— la projection de Fc sur l'axe xOx' : Fx = -Fc. sin α ;

c'est-à-dire une force horizontale dirigée dans le plan transversal du corps et une force verticale dirigé vers le bas.

On comprend alors la nécessité de deux facettes anti-torsion, l'une absorbant la composante horizontale Fy : la facette zygosphénienne, et avec d'autant plus d'efficacité qu'elle est relevée sur l'horizontale (composante normale : Fy. sin α'), et surtout pour $45° < \alpha' < 90°$ où la composante normale prédomine sur la composante tangentielle ; l'autre absorbant la composante verticale Fx : la facette pré-zygapophysaire, avec d'autant plus d'efficacité qu'elle est voisine de l'horizontale.

Le module des deux composantes est voisin. Par contre, on observe toujours un plus grand bras de levier pour Fx, en prenant comme point d'application le centre géométrique des facettes, ce qui détermine, étant donné la brièveté du bras de levier de la force exercée contre le cotyle par le couple de torsion, une poussée considérable vers le haut contre la voûte cotylaire.

Aussi la résultante des deux forces subies par cet axe est-elle dirigée vers le haut. Si l'on prend les valeurs extrêmes pour l'inclinaison zygapophysaire (25°) et zygosphénienne (45°), en supposant une répartition égale des composantes, la résultante est encore située dans le cadran dorsal (fig. 128).

III. — BIOMÉCANIQUE MUSCULO-SQUELETTIQUE

Nous allons tenter d'élaborer progressivement la synthèse des données anatomiques et mécaniques intervenant dans la locomotion.

1. A l'exception des formes présentant une spécialisation régionale, comme *Dasypeltis*.

Source : MNHN, Paris

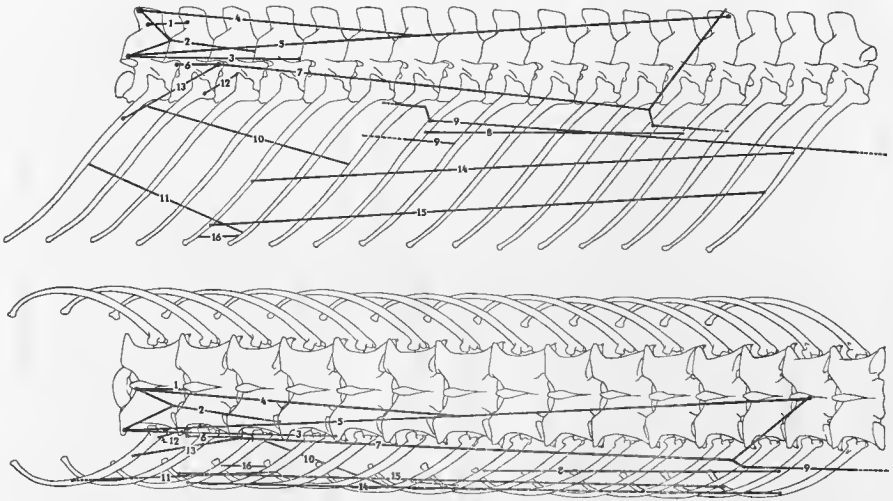

Fig. 129. — Systématisation fonctionnelle des muscles chez *Python* dans la région post-cardiaque. En haut, vue latérale droite ; en bas, vue dorsale.

Épisome : Transversaire épineux : 1, m. interneural ; 2, m. multifide ; 3, m. interarticulaire supérieur ; 4, m. épineux ; 5, m. demi-épineux ; 6, m. interarticulaire inférieur. Long dorsal ; 7, m. long dorsal. Ilio-costal : 8, m. supracostal dorsal ; 9, m. ilio costal.

Hyposome : Masse médiale : 10, m. oblique interne dorsal ; 11, m. oblique interne ventral. Masse latérale : 12, m. tuberculo-costal ; 13, m. élévateur de la côte ; 14, m. supra-costal ventral supérieur ; 15, m. supracostal ventral inférieur ; 16, m. intercostal ventral.

Source : MNHN, Paris

1) Sytématisation fonctionnelle des muscles.

Projectons sur un profil et une vue dorsale d'une portion de colonne vertébrale de Pytbon les directions des principaux faisceaux musculaires représentées par la fibre moyenne hypothétique qui relient les vertèbres et les côtes (fig. 129), en faisant abstraction pour l'instant de certains dispositifs particuliers. Ceci nous permet de déduire un segment minimum, constitué par les fragments de plusieurs vertèbres et côtes où se situent les points d'application de ces forces :

Sur la vertèbre
face latérale du bord dorsal de la neurépine
bord postérieur de l'aile post-zygapophysaire
extrémité latérale de l'aile post-zygapophysaire
processus pré-zygapophysaire
hypapophyse ou extrémité postérieure de la carène hémale
rebord ventral de la parapophyse

Sur la côte
extrémité du processus tuberculiforme
face antéro-latérale de massif tuberculaire
face antéro-latérale du milieu du tiers proximal (portion à concavité antérieure en vue de profil)
face postérieure à la moitié de la longueur de la côte
face antérieure à la moitié de la longueur de la côte
face postérieure de l'extrémité de la côte
cartilages terminaux de la côte

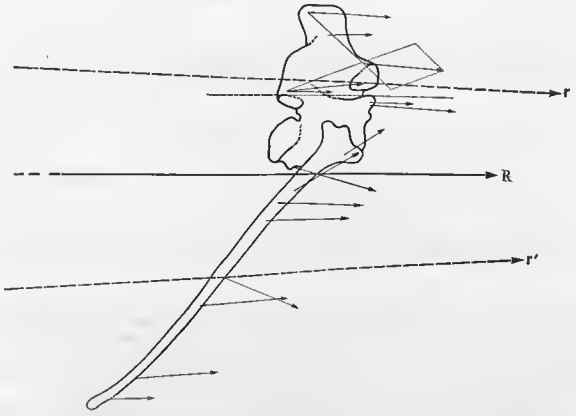

Fig. 130. — Résultante des forces agissant en direction craniale sur un segment vertébro-costal, R, résultante totale ; r, résultante des forces agissant sur la vertèbre r', résultante des forces agissant sur la côte. Projection latérale.

Source : MNHN, Paris

Ces points correspondent les uns aux insertions caudales (origine selon Vallois 1922), les autres aux insertions craniales des mêmes muscles (fig. 130, 131, 132, 133). Il ne faut pas oublier, en effet, que chaque pièce vertébrale est à la fois point fixe et point mobile du système, ce qui complique énormément l'analyse bio-mécanique. En outre, nous ne pouvons pas envisager l'ensemble vertèbre-côte comme un segment unitaire, puisque la côte est mobile par rapport à la vertèbre. En l'absence de données électromyographiques accompagnées de données radiocinématographiques, nous indiquant pour une même phase la séquence d'action des masses musculaires et les mouvements relatifs exacts, il nous est matériellement impossible de faire une analyse complète du phénomène conforme à la réalité. Nous pouvons toutefois raisonner sur des cas de mouvements simples, ou d'actions globales, et dégager quelques unes des caractéristiques essentielles dans le fonctionnement de ce complexe. En supposant l'action simultanée de tous les muscles dirigés dans le même sens, nous pouvons construire les résultantes pour la vertèbre, la côte et l'ensemble vertèbre et côte au moyen du polygone funiculaire de Varignon. Ce que nous escomptons obtenir n'est pas une connaissance du mouvement général, puisque de toute évidence les actions musculaires ne sont ni simultanées ni indépendantes à l'avant et à l'arrière de la vertèbre, mais une appréciation de la direction « statistique » de la contrainte subie par la vertèbre par rapport à un point cranial et à un point caudal. Il ne peut en être autrement, car même si nous connaissions la séquence d'action musculaire avec une certaine probabilité, il faudrait encore tenir compte des réactions d'appui au niveau des dispositifs de blocage et guidage squelettiques, puis au niveau des contacts entre l'organisme et le substrat. Or nous éliminons ici l'un et l'autre de ces types de réaction d'appui, en supposant libre notre segment unitaire.

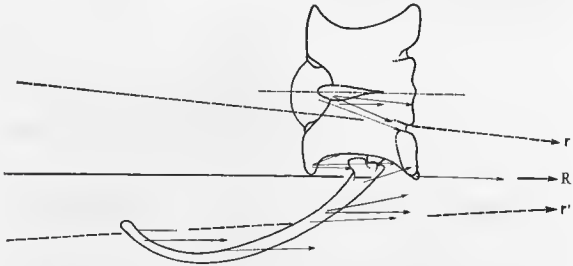

FIG. 131. — Résultantes des forces agissant en direction craniale sur un segment vertébro-costal. R, résultante totale ; r, résultante des forces agissant sur la vertèbre ; r', résultante des forces agissant sur la côte. Projection horizontale.

Pour construire ces résultantes, nous avons donné des modules arbitraires aux différentes forces, selon le principe des « cotes fonctionnelles » de Govaerts (1962). Quelques muscles, nettement plus petits ont été cotés 1/2 (*mm. interarcuales, interarticularis superior, interarticularis inferior, tuberculocostalis, intercostalis ventralis*), d'autres ont été omis volontairement, en particulier la nappe intercostale externe, puisque, s'étendant sur les faces craniale et caudale et toute la longueur de chaque côte, on peut considérer son action comme équilibrée dans les conditions du raisonnement.

Seule la direction générale de la résultante nous intéresse, car le module obtenu par ce procédé est très approximatif : nous octroyons une même cote (1 ou 1/2) à des projections de forces formant avec le plan considéré (sagittal ou horizontal) un angle variable ; en toute rigueur, il faudrait porter sur la projection un module résultant du produit de la cote (déjà arbitraire et non physiologique) par

Source : MNHN, Paris

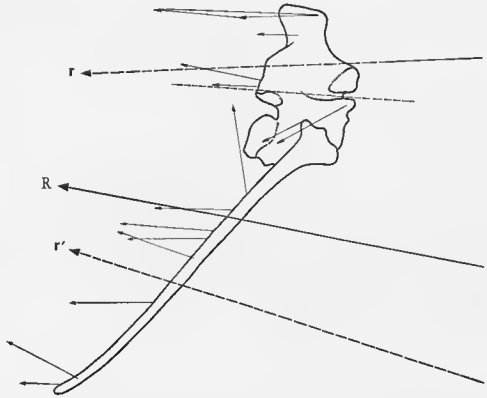

FIG. 132. — Résultante des forces agissant en direction caudale sur un segment vertébro-costal. R, résultante totale ; r, résultante des forces agissant sur la vertèbre ; r', résultante des forces agissant sur la côte ; Projection latérale.

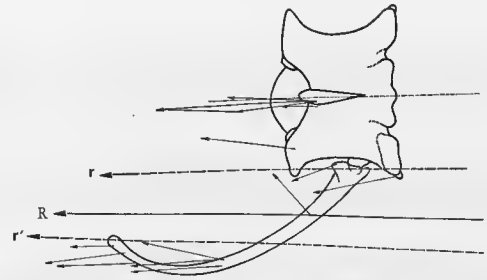

FIG. 133. — Résultantes des forces agissant en direction caudale sur un segment vertébro-costal. R, résultante totale ; r, résultante des forces agissant sur la vertèbre ; r', résultante des forces agissant sur la côte. Projection horizontale.

Source : MNHN, Paris

le cosinus de cet angle. L'examen de la position des résultantes nous confirme dans l'appréciation générale de la direction essentiellement antéro-postérieure des forces qui s'exercent sur un segment vertébro-costal. Les moments ne sont pas négligeables, en particulier pour les résultantes des forces appliquées à la côte seule, la forme en charnière de l'articulation costo-vertébrale intervenant pour transformer la protraction en protraction-élévation, et la rétraction en rétraction-abaissement. Par ailleurs, la forme des côtes retentit sur le rôle individuel des faisceaux ; on peut voir que les deux portions de l'oblique interne, bien que parallèles et rétractrices en vue latérale, sont croisées en vue horizontale, la portion dorsale étant adductrice, la portion ventrale abductrice (en prenant un point fixe postérieur). Comme on pouvait le supposer, les parties latérales du toit neural paraissent privilégiées pour le passage des résultantes sollicitant la vertèbre.

Si nous replaçons ce segment isolé dans l'ensemble de la colonne, c'est-à-dire dans les conditions où il est soumis aux restrictions de mouvement dues à l'articulation avec les vertèbres précédente et suivante, la faible angulation des résultantes par rapport aux plans sagittal et horizontal détermine obligatoirement une stabilisation maximum des joints cotylo-condyliens. En effet chaque résultante appartient en réalité à deux systèmes mécaniques : par rapport à une vertèbre isolée, elle peut être considérée comme un vecteur accélération tangentiel au cercle admettant pour centre le centre mécanique de l'articulation, la composante radiale étant stabilisatrice ; mais la vertèbre étant aussi l'extrémité d'un segment de colonne constituant un long bras de levier pour la composante radiale, la composante longitudinale (parasagittale) représente une force stabilisatrice (fig. 134) pour les articulations élémentaires du segment. Le raisonnement est valable dans le plan sagittal et dans le plan horizontal. Autrement dit, toute contraction s'accompagne d'une compression antéro-postérieure dont nous allons voir plus loin la signification.

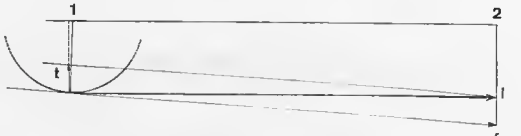

Fig. 134. — Rôle stabilisateur des résultantes musculaires.

Par rapport au centre de mouvement 1 la force a une forte composante de rotation et une faible composante de stabilisation centrifuge (levier transversal) par rapport au centre 2 la même force possède un effet stabilisateur très puissant (composante longitudinale 1 parallèle au levier 1-2) et un effet rotateur faible (composante transversale t). Une même force joue donc un rôle rotateur vis-à-vis d'une vertèbre et un rôle stabilisateur des articulations successives de la portion de colonne dont cette vertèbre est l'extrémité.

En résumé, on peut dire de tous les points topographiques remarquables du segment vertébro-costal, que les plus essentiels au mouvement sont compris entre l'extrémité latérale du toit neural et le tiers proximal de la côte. C'est précisément dans cette région que l'étude morphologique nous a révélé le plus de constance dans les rapports pour l'ensemble des formes étudiées.

2) Schéma d'action théorique d'un motif musculo-squelettique.

Considérant à présent l'ensemble d'un motif, nous pouvons tenter d'apprécier le rôle joué par sa contraction dans l'action générale. On peut dire, en simplifiant que chaque motif élémentaire comprend des éléments courts (un à trois segments vertébraux) et des éléments longs.

Source : MNHN, Paris

En faisant abstraction des diverses modalités de liaison entre ces éléments, pour ne considérer que les extrémités, quatre niveaux de l'axe squelettique sont réunis par les éléments longs (épineux, demi-épineux, long dorsal, ilio-costal) :

deux neurépines sur la ligne médio-dorsale,

un processus pré-zygapophysaire sur la ligne latérale des vertèbres,

une côte sur la ligne latérale du gril costal.

Ces quatre points constituent l'extrémité de trois bras de levier (fig. 135), le point moyen étant situé, très en arrière des deux autres, au voisinage du niveau horizontal de la fibre neutre, de telle sorte qu'il constitue un point d'appui pour ces leviers. A partir de cette disposition relativement simple, un système tri-dimensionnel de démultiplication du mouvement se trouve constitué.

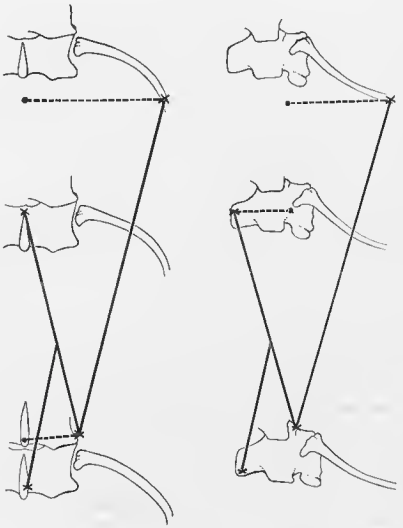

FIG. 135. — Schématisation de la musculature épisomatique en tant que système démultiplicateur des mouvement créés au niveau de l'extrémité du levier pré-zygapophysaire.

Deux facteurs peuvent alors intervenir sur les modalités de fonctionnement de ce système :

la longueur des faisceaux charnus (en supposant un coefficient de raccourcissement identique pour toutes les espèces) déterminant l'amplitude de la démultiplication ;

la longueur totale des faisceaux musculo-tendineux déterminant la longueur du secteur mobilisé.

Source : MNHN, Paris

Les éléments courts du motif élémentaire (couches profondes du transversaire épineux et de l'hyposome) interviennent donc dans la mobilité de chaque segment vertébro-costal par rapport à ses voisins immédiats, c'est-à-dire sur le mouvement de base qui, transmis à l'extrémité du levier pré-zygapophysaire, est ensuite démultiplié par le système des muscles longs.

On comprend mieux alors les différences observées dans l'organisation musculaire des Serpents, et en particulier les dispositifs qualifiés par Auffenberg de « Colubridization ». Lorsque les portions charnues sont prédominantes, comme chez les Hénophidiens, et les Vipéridés, la démultiplication est importante et par conséquent l'amplitude des mouvements considérable pour le secteur intéressé par un seul motif musculo-squelettique. Ceci devrait entraîner théoriquement une déhiscence des faisceaux qui tendent à prendre la corde de l'arc ainsi fléchi, ou du moins des tensions locales dans le sens transversal entre les diverses couches, ainsi qu'une augmentation du frottement interne. Mais en réalité les divers éléments du motif élémentaire sont retenus par des brides transversales, en quelques points : au niveau de l'articulation zygapophysaire pour la jonction long dorsal-demi-épineux (le premier inséré sur le processus pré-zygapophysaire, le second sur l'extrémité post-zygapophysaire de la vertèbre précédente) au niveau de la jonction long dorsal-ilio-costal, ancrée à une côte par une bride.

Par contre, dans le cas où les portions tendineuses dominent, comme chez la plupart des Colubridés, l'amplitude du mouvement terminal étant faible et la portion mobilisée longue, la priorité est donnée à la continuité dans le système où les faisceaux musculo-tendineux glissent le plus librement possible dans le sens antéro-postérieur. Il ne subsiste alors que quelques brides lâches de contention dans le sens transversal, en particulier au niveau de la jonction long dorsal-demi-épineux (processus pré-zygapophysaire), et un dispositif de contention mutuelle au niveau du tendon intermédiaire par le trajet hélicoïdal de l'ilio-costal (déjà très net chez certains Vipéridés).

Jusqu'ici nous avons parlé de « mouvements » sans préciser leur type. Tous ces muscles sont, nous l'avons vu, obliques, et leur action se décomposent dans les trois directions de l'espace. Un élément réputé « fléchisseur latéral », comme l'ilio-costal, est aussi un fléchisseur dorso-ventral. La dominance des mouvements de flexion latérale au cours de la locomotion est donc plutôt déterminée par le guidage articulaire et l'existence du levier transversal dont le processus pré-zygapophysaire constitue l'extrémité.

La constance relative du rapport entre la longueur de ce levier et la longueur du centrum, qu'il y ait ou non un processus pré-zygapophysaire, nous apparaît donc revêtir une signification fonctionnelle de première importance. Nous en avions conclu à la condensation de la vertèbre des Colubridés, dans les parties non intéressées par ce levier, ce qui laisse en saillie le processus pré-zygapophysaire et libère un espace pour la couche des éléments musculaires courts. Outre l'allégement des pièces squelettiques, conforme en cela au principe du minimum de substance, cette condensation permet un accroissement en volume des muscles interneuraux et interarticulaires, c'est-à-dire du dispositif de stabilisation des joints vertébraux par compression antéro-postérieure, ces couches profondes étant plus spécialement dévolues à la statique vertébrale. Chez les Hénophidiens, la paroi des vertèbres reste généralement épaisse, spécialement chez les Boïdés, constricteurs, il y a probablement là une disposition de résistance à la flexion, puisque le module d'inertie pour la flexion horizontale demeure ainsi constant pour toutes les sections.

De même l'effacement de la neurépine équivaut à une condensation de la vertèbre dans le sens dorso-ventral. Il en résulte une moindre obliquité des faisceaux musculaires qui prennent souvent un trajet hélicoïdal, en particulier chez les formes souterraines. Là encore le rôle stabilisateur s'en trouve accru, et ces animaux sont capables d'une grande rigidité.

Rôle des leviers ventraux de la vertèbre et des muscles sous-vertébraux.

Nous traitons à part des éléments musculo-squelettiques sous vertébraux qui intéressent la région pré-cardiaque des Hénophidiens, des Colubridés, et tout le tronc des Vipéridés.

Chez ces derniers cet ensemble atteint un développement maximum ; son fonctionnement est donc plus aisé à discerner. La fréquence d'une longue hypapophyse signifie l'existence d'un levier supplémentaire à notre schématisation précédente. Mais, en réalité ce levier ne participe pas directe-

Source : MNHN, Paris

ment au même type de mouvement. En effet le muscle qui s'y insère gagne l'extrémité de la parapophyse, elle-même si développée vers le bas que l'obliquité de la ligne d'action de la force (les fibres sont hélicées) est presque nulle, à la fois dans un plan parasagittal et dans un plan horizontal. La composante longitudinale atteint donc une valeur maximum, et nous trouvons là un système peu favorable à la création d'un mouvement ample de flexion ventrale, contrairement à ce qu'on aurait pu déduire de la longueur des leviers hypapophysaires. Il peut par contre être considéré comme un système de compression antéro-postérieur, en particulier si on suppose une action conjuguée des deux cordons antimères et celle des muscles épaxiaux de longueur équivalente (transversaire épineux). Cette sorte de haubanage créerait un état de tension instable, analogue à celui d'un arc bandé, et expliquerait, par la rupture de l'équilibre, le jet de la tête chez ces animaux.

3) Principales actions musculo-squelettique intervenant lors de la locomotion apode.

Nous pouvons à présent reprendre certaines des actions intérieures pour dégager leur rôle lors de l'exercice des forces extérieures.

Compression antéro-postérieure : analogie avec la précontrainte des matériaux.

Nous avons cité à plusieurs reprises l'importance considérable de composantes longitudinales, soit au niveau des couches profondes, soit au niveau des couches superficielles.

Ces actions nous paraissent devoir être placées au premier plan. Elles constituent en effet la condition préalable indispensable à tout déplacement d'un Serpent, dont l'axe vertébral est dépourvu de cohésion par lui-même (contrairement à l'Anguille) et n'est pas sollicité dans son ensemble par la pesanteur comme la colonne vertébrale des quadrupèdes et plus encore des bipèdes où la cohésion est en partie architecturale (compression des vertèbres comme les pierres d'une voûte). En effet, comment un Serpent pourrait-il exercer sur le substrat les forces obliques que nous avons décrites s'il n'assurait pas d'abord sa propre rigidité, c'est-à-dire la stabilisation des articulations intervertébrales ? Cette stabilisation est créée par les composantes longitudinales des différentes forces musculaires. En outre, la plupart des Serpents circulent dans un milieu accidenté, où de larges portions de leur corps sont soumises à une composante verticale, en particulier dans les arbres. Dans cette situation, on peut les comparer à une poutre placée entre deux piles. La flexion plane résultant de l'action du poids de la poutre crée une contrainte de compression dans la partie située au-dessus de la fibre neutre, et une contrainte de traction dans la partie située au-dessous de la fibre neutre (fig. 136). La rectitude est obtenue lorsque ces deux contraintes ont des modules égaux $|\sigma'| = \sigma$.

Les matériaux résistent mal à la traction (de même que les Serpents où seuls lui sont opposés des éléments musculo-tendineux), c'est pourquoi, lorsqu'on veut charger une poutre il est recommandé de l'armer dans le secteur étiré avec un matériau dont le module d'élasticité est différent (barre métallique dans le béton).

Une solution plus élégante consiste à créer une contrainte générale et constante. Au niveau de la fibre neutre on place une gaîne qui réserve un espace dans le béton lors de la coulée. Dans cette gaîne passe une tige plus longue que la poutre et filetée aux deux extrémités ; ces dernières reçoivent une pièce qui est vissée progressivement et comprime la masse du béton au cours de la prise (fig. 136). En ajoutant ainsi une précontraintre σc à la contrainte de compression σ' on supprime complètement la contrainte de traction σ.

Le procédé est exactement comparable à ce que nous avons décrit chez les Serpents. Leur colonne vertébrale peut être mise dans un état de précontrainte, les corps vertébraux étant particulièrement résistants à la compression, ce qui supprime le danger de traction dans la portion ventrale, c'est-à-dire de rupture par élongation. La seule différence réside dans l'inversion du système de compression, les cables de compression, qui sont placés à la périphérie du système, tandis que la « gaîne réservée » est occupée par la moelle épinière, ce qui nous conduit donc immédiatement à supposer des contractions synergiques, à la fois des muscles antimères et des muscles « antagonistes ».

Source : MNHN, Paris

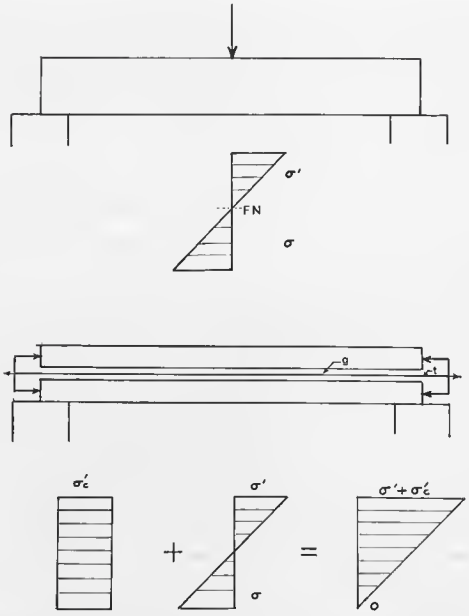

Fig. 136.— Répartition des contraintes de traction (σ) et de compression (σ') dans une poutre posée sur 2 appuis ; en haut, simplement soumise à son poids, en bas, dans le cas d'une poutre en béton soumise en plus à une précontrainte (σ'c) de compression ; les contraintes de tractions sont alors annulées.
F.N., fibre neutre ; g., gaine de réserve ; t., tige filetée $\frac{1}{2}$ (d'après Brice et Maldagne, 1968).

Rôle des actions synergiques et antagonistes.

Chez les Poissons, la colonne vertébrale est élastique. Elle est donc antagoniste des masses musculaires, s'opposant à leur action et restituant une partie de leur énergie lorsqu'ils se relâchent. Chez les Serpents, toute action, un mouvement de flexion latérale au cours de l'ondulation par exemple, suppose des actions musculaires plus profondes, jouant le rôle de l'élasticité axiale des Poissons, c'est-à-dire, assurant la cohésion du secteur et préparant le mouvement de retour. C'est ainsi que les éléments longs du motif élémentaire dont nous avons plus haut schématisé l'action seraient inefficaces si les pièces squelettiques servant de points d'appui aux forces qu'ils développent n'étaient immobilisées

Source : MNHN, Paris

(relativement bien sûr, car elles sont généralement en mouvement par rapport au sol). Nous ne voudrions pas ici entrer dans un détail trop conjectural, l'enregistrement de potentiels d'action devrait apporter les seuls faits nous permettant de poursuivre plus avant dans la répartition des actions synergiques et antagonistes. On peut cependant dégager quelques grandes lignes.

Les termes d'antagoniste et de synergique n'ont de valeur que sur le plan fonctionnel, et n'en ont certainement pas sur un plan topographique. Ainsi l'insertion des muscles sur une pièce squelettique de part et d'autre du centre de rotation n'est pas une garantie de leur antagonisme. Les muscles antimères, en particulier dans les couches profondes, doivent intervenir en synergie au cours de mouvement nécessitant l'immobilisation de la pièce squelettique. De même, parmi des muscles homolatéraux, différents ou homologues, certains doivent être antagonistes. Deux muscles, à peu près constants chez les Serpents et même chez les Squamates les plus engagés dans la voie serpentiforme (Amphisbéniens et *Dibamus*), l'élévateur de la côte et le long dorsal, nous apparaissent comme le système de base dans la cinétique axiale. Sont-ils synergiques ou antagonistes ? Le premier est dit élévateur, parce que son action isolée détermine vraisemblablement une protraction-élévation de la côte. Encore faut-il supposer que le processus pré-zygapophysaire reste fixe, par exemple en raison de l'action du long dorsal. Et celui-ci n'est que la base d'un vaste appareil de démultiplication, dont un des effets, pris isolément, est la rétraction d'une côte située loin vers l'avant. Dans ce sens les deux muscles paraissent antagonistes. Mais nous savons que l'action de protraction et rétraction d'une côte ne joue pratiquement aucun rôle dans la locomotion des Serpents. Par contre, cette dernière nécessite la flexion latérale de chaque segment vertébro-costal en bloc. Un petit déplacement du levier pré-zygapophysaire constitue à nos yeux le mouvement initial de cette flexion. Le muscle élévateur de la côte joue probablement un rôle important dans ce déplacement à la condition cette fois, que la côte sur laquelle s'attache sa base charnue soit fixe. A cette immobilisation peuvent participer de nombreux muscles, dont l'ilio-costal extrémité latérale du système démultiplicateur commandé par le long dorsal. Ainsi, selon cette conception chaque faisceau de l'élévateur est synergique de deux faisceaux du long dorsal séparés d'une distance égale à la longueur long dorsal plus ilio-costal.

En réalité ces actions ne sont pas isolées. Nous avons volontairement négligés tous les autres muscles qui pourraient s'y associer de façon complexe, en voulant simplement démontrer comment une action engagée en un point du corps retentit en un point éloigné en créant les conditions favorables à une action de même type en ce point. Cette particularité des actions musculo-squelettiques chez les Serpents constitue un sous-programme, inscrit dans la structure même de l'organisme.

Rôle des dispositifs hélicoïdaux.

Nous avons signalé à plusieurs reprises l'existence de trajets musculaires hélicoïdaux dans diverses couches de l'épisome et de l'hyposome. Ce sont toujours des faisceaux longs d'action longitudinale, ou faiblement oblique (l'exemple de *Typhlops* est particulièrement démonstratif sur ce point). Cette disposition nous paraît assumer deux fonctions essentielles chez les Serpents. Le trajet en hélice crée un enroulement des faisceaux les uns autour des autres de telle sorte que dans le cas de l'ilio-costal, les tendons intermédiaires sont véritablement tressés. Malgré leur longueur, ils se trouvent ainsi maintenus en un cordon cohérent, aucun d'entre eux ne pouvant se dissocier du reste au cours de la contraction individuelle. La première fonction réside dans la contention mutuelle des faisceaux à la manière des brins d'une corde ou d'un câble, mais ici avec l'avantage de conserver à la fois l'unité du cordon et l'individualité d'action des éléments constitutifs. La seconde est bien connue des anatomistes (voir Gaspard 1968, p. 111) : les dispositifs hélicoïdaux suppriment les saccades, particulièrement lorsqu'il y a démultiplication du mouvement entre l'une et l'autre extrémité (demi-épineux, ilio-costal). Ce système d'amortissement des contractions élémentaires est particulièrement indispensable dans le cas des muscles pluri-articulaires pour répartir les mouvements au cours de l'action sur toute la longueur du secteur intéressé, et non pas faire porter brusquement tout l'effort au niveau de l'amplitude maximum sur quelques articulations. Il en découle un avantage secondaire : l'indépendance des cordons hélicés vis-à-vis de la gaine tégumentaire. Nous savons en effet que le tégument est beaucoup moins extensible que le tissu musculaire. Il se comporte, jusqu'à une certaine limite, comme une paroi résis-

Source : MNHN, Paris

tante, qui se tend dans les parties convexes et se plisse dans les parties concaves. Il pourrait donc jouer le rôle d'une enveloppe de contention vis-à-vis des faisceaux longs. Mais, d'une part le frottement interne en serait augmenté, d'autre part il perdrait sa liberté d'action propre dans l'exercice de forces extérieures. C'est probablement l'explication de la différence observée dans la disposition de l'oblique externe des Boïdés et *Cylindrophis*. Chez les premiers, malgré leur longueur, les faisceaux du muscle supracostal ventral sont simplement superposés, et les costo-cutanés obliques et peu développés ; le tégument fait corps avec la paroi musculo-squelettique des flancs, et n'est vraiment mobile que dans la région ventrale (possibilité de progression rectilinéaire chez *Boa*, Lissmann 1950). Chez *Cylindrophis*, le tégument paraît au contraire très indépendant sur les flancs, les muscles costo-cutanés étant épais et dirigés longitudinalement ; le muscle supra-costal ventral, lui-même très développé, montre alors une disposition hélicée dans sa portion inférieure.

4) Problèmes propres a l'innervation.

Nous avons insisté plus haut sur l'intérêt que représente la connaissance des motifs d'innervation que nous appelons motifs neuro-musculaires. Il n'est pas dans notre propos d'extrapoler à partir de ces données, et de décrire des actions imaginaires résultant du type de distribution nerveuse. Nous devons toutefois faire état de quelques travaux concernant ce sujet et exposer nos réflexions sur ce que pourrait être une recherche électrophysiologique dans ce sens.

S'il est un domaine où les schémas cybernétiques peuvent s'appliquer au fonctionnement des organismes, c'est à coup sûr celui de leur autocinétisme.

Ni la morphologie vertébrale, ni la complication de la musculature axiale et sa richesse en dispositifs mécaniques assurant la démultiplication et la souplesse des actions ne permettent d'expliquer les capacités remarquables que possèdent les organismes serpentiformes de s'adapter immédiatement à la configuration du terrain naturel. Pour les Quadrupèdes, le problème paraît déjà compliqué, alors qu'il s'agit d'accorder les positions spatiales relatives de cinq points : les quatre membres et la tête, les centres nerveux devant intégrer les renseignements fournis par la périphérie (transmis par les voies extéroceptives et proprioceptives) et ceux fournis par les récepteurs de référence (principalement ceux de l'oreille interne). Dans le cas d'un Serpent, le nombre des points périphériques est très grand et leurs positions relatives non seulement différentes, mais sans cesse perturbées.

Nous pouvons considérer que l'efficacité d'un organisme engagé dans un mode de locomotion est assujettie à trois conditions :

l'adéquation des voies afférentes et de la forme de l'organisme

l'adéquation des voies efférentes et des unités motrices intervenant dans une action

le degré de complexité de relais et des centres de coordination.

Pour ce qui concerne la première de ces conditions, Stefanelli (1946) a fait état d'une observation surprenante à première vue. Il a trouvé beaucoup moins de récepteurs nerveux dans les muscles axiaux d'une Couleuvre (*Coluber gemonensis*) que dans ceux de Reptiles tétrapodes. Il paraît étonnant que chez ces animaux où la musculature axiale joue le rôle essentiel dans la locomotion la proprioception soit si peu développée. On peut regretter l'absence d'indication concernant la nature du muscle étudié par cet auteur. Mais les sondages que nous avons entrepris dans un travail en cours (Gasc et Lemire) paraissent confirmer ses conclusions.

Par ailleurs, étant donné l'organisation musculaire, dont certains éléments franchissent, chez la Couleuvre précisément, un dixième du nombre total de vertèbres précloacales, les récepteurs intramusculaires ne peuvent pas fournir d'informations nuancées. C'est pourquoi nous dirigeons nos recherches plutôt vers les capsules des articulations zygapophysaires. Le tégument dont l'innervation segmentaire est très riche en terminaisons sensorielles, constitue probablement la source principale d'information. Ten Cate (1936) a réalisé quelques expériences à ce propos sur la Couleuvre à collier (*Natrix natrix*) sans tenir compte, ni de l'organisation musculaire, ni de la distribution nerveuse. Dans un premier lot il sectionne à la fois la moelle épinière et la musculature (à l'exception probablement des muscles sous-vertébraux). La portion postérieure, d'abord passive, montre ensuite des mouvements assez bien coordonnés avec ceux de la portion antérieure.

Source : MNHN, Paris

Dans le second lot, seule la moelle épinière est sectionnée. La coordination est alors immédiate et complète. Par contre chez ces animaux, l'irritation de la portion postérieure ne déclenche que des mouvements réflexes locaux, tandis que chez des témoins intacts tout le corps réagit.

Selon cet auteur la coordination est réalisée grâce au débordement du territoire gagné par des racines rachidiennes dorsales sur un demi-dermatome.

Nous donnons une autre interprétation de ces résultats, en regrettant qu'il n'y ait pas de lot où le tégument soit anesthésié, et que l'auteur ne donne pas de précision concernant les sections pratiquées dans les muscles. A notre avis il n'a pu léser les masses sous-vertébrales, bien développées précisément chez *Natrix*. Dans le premier lot, la section des muscles détermine une disjonction mécanique entre les deux portions, atteignant au moins dix segments de part et d'autre (section de l'ilio-costal entre autres) : la portion postérieure est alors rendue autonome, le premier segment de celle-ci ne pouvant être sollicité que par des muscles s'étendant loin vers l'arrière. La relative coordination qui se rétablit peut être attribuée soit aux récepteurs cutanés ventraux du segment précédant la section, car l'ohliquité des segments vers le bas et vers l'arrière rejette dans la portion postérieure la partie ventrale du dernier segment antérieur (voir Gasc 1967, p. 104), soit à la persistance des muscles sous-vertébraux qui franchissent huit espaces intervertébraux et peuvent donc, par la voie proprioceptive, constituer une source d'information.

Dans le second lot, l'existence de muscles longs suffisent à assurer la continuité mécanique, donc une transmission du programme d'action générale tandis que la coordination répondant à des conditions locales s'effectue par le jeu de réflexes purement spinaux. Quant à l'absence de réactions globales après des excitations portées dans la région postérieure, elle s'explique aisément par la destruction des voies spinales ascendantes.

Nous avons vu que l'adéquation des voies efférentes et des unités motrices intervenant dans une action est réalisée par la superposition d'un motif neuro-musculaire au motif musculo-squelettique, de telle sorte qu'une action complexe faisant intervenir un grand nombre de muscles et mobilisant des points multiples de l'organisme, peut être déclanchée par un seul nerf rachidien.

Autrement dit, à la complexité de l'organisation musculaire ne répond pas nécessairement une complexité de la programmation des excitations nerveuses. C'est dans ce sens que nous avons parlé de sous-programmes, appelés par un programme initiateur probablement peu différent de celui qui déclanche la marche d'un Quadrupède.

Stefanelli (1941 a et b, 1943 a et b, 1946) a fait quelques observations sur l'anatomie des centres cérébelleux en rapport avec le type de locomotion pratiquée par les Reptiles. Il observe une nette différence entre les formes tétrapodes où le noyau de Deiters prédomine, et les formes apodes où le noyau tangentiel est le plus développé. Selon lui, la différence est due à l'absence d'équilibre géotropique chez ces dernières. Nous sommes loin d'être convaincu par cette hypothèse qui ramène les Reptiles apodes à l'état d'êtres à deux dimensions. Il est probable que la locomotion apode s'accompagne de remaniements importants au niveau des relais et des centres cérébelleux et non seulement d'une réduction des voies spinales d'origine appendiculaire, mais une telle étude devraient être entreprise chez des animaux obéissant à des types morpho-fonctionnels très différents car il est probable que la restructuration a suivi des modalités diverses.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Ayant limité notre étude sur le plan fonctionnel aux dispositifs locomoteurs, nous avons laissé hors du champ de ce travail les charnières cranio-cervicale et dorso-caudale. Les problèmes généraux (ontogénétiques et phylogénétiques) concernant le squelette et la musculature axiales, ainsi que la méthode particulière de dissection ont fait l'objet d'une publication préliminaire. Dans la première partie du présent travail nous avons analysé les raisons de notre choix d'une conception de l'organisme comme ensemble structuré ; cette méthode de raisonnement nous conduit, lorsqu'il s'agit d'aboutir à des conclusions, à ne jamais séparer un élément de la structure au sein de laquelle il participe à la fonction considérée. Ces prémisses, fondées autant sur nos propres travaux que sur l'étude critique des autres publications, nous paraissent devoir confirmer le rôle du complexe musculo-squelettique axial dans la locomotion des Serpents.

1. — MORPHOLOGIE ET BIOMÉCANIQUE

L'analyse biomécanique du squelette donne un sens fonctionnel aux traits morphologiques caractéristiques des Serpents, en particulier par rapport aux Sauriens, ce qui signifie que le degré de transformation de la vertèbre correspond étroitement au degré atteint dans un type d'organisme (ici serpentiforme). A cet égard les Sauriens apodes sont loin d'atteindre les Serpents.

L'étude ostéologique comparative de la vertèbre ne prend toute sa valeur que si on distingue la signification fonctionnelle de chacun des éléments de la vertèbre. C'est pourquoi nous avons d'abord défini comme coordonnées géométriques de référence pour la description le plan de glissement des zygapophyses et le centre mécanique du condyle. La neurépine, l'hypapophyse, le processus pré-zygapophysaire, apparaissent alors comme des leviers, le zygosphène s'associe aux pré-zygapophyses dans le rôle de dispositif antitorsion, lui-même lié à la forme en calotte dorsale du condyle en raison de l'angulation des facettes, etc... La connaissance des points d'application et de la direction des forces musculaires (insertions) nous permet de traduire en termes fonctionnels les différences morphologiques, et d'envisager, par exemple, la réduction de la neurépine ou de l'hypapophyse comme la diminution d'un bras de levier ayant un retentissement sur la valeur relative des composantes dynamiques. Mais alors que la neurépine constitue un levier intervenant principalement dans le cinétisme, l'hypapophyse,en raison de sa liaison fonctionnelle avec le processus parapophysaire par le muscle parapophyso-hypapophysaire, paraît plus propre à intervenir en tant que dispositif statique.

L'organisation musculaire est donc étroitement corrélative de la morphologie vertébrale. En effet celle-ci détermine les mouvements possibles, ceux que le complexe fibro-musculaire permet et empêche. Quand on s'élève au niveau de l'organisme en action, il est donc impossible de dissocier les éléments structuraux. C'est pourquoi la recherche analytique des différences dans un but systématique aboutit à une distorsion de la perspective réelle : elle tend à magnifier arbitrairement certains caractères aux dépens d'autres (le muscle supracostal dorsal des Boïdés, et la musculature hyposomatique ont été laissés de côté par les auteurs) et, en fin de compte, aux dépens d'une compréhension de l'organisation générale.

L'existence de types d'organisation musculaire, déjà pressentie par Cuvier, correspond à une réalité, mais rien ne permet avec certitude de les ordonner selon un sens évolutif, si on envisage un muscle isolé ou le rapport entre deux muscles ; il est plus fructueux de considérer l'organisme comme

Source : MNHN, Paris

une structure dont tous les éléments sont interdépendants et de chercher son évolution dans les modifications des rapports entre les éléments de la structure plutôt que dans des transformations indépendantes.

Considérées sur le plan biomécanique, certaines caractéristiques morphologiques prennent un relief important. Ainsi l'organisation en motif musculo-squelettique des chaînes musculo-tendineuses peut être assimilée à l'inscription dans la structure même de sous-programmes d'action, distribuant et transformant le mouvement initial puis déclanchant de nouvelles actions. En outre, la disposition répétée (deux muscles pouvant être successivement synergiques et antagonistes l'un vis-à-vis de l'autre) assure la transmission de l'action initiale par la préparation des conditions favorables à une action de même type à l'autre extrémité du motif. La comparaison des motifs musculo-squelettiques et des motifs neuro-musculaires nous a, par ailleurs, convaincus de la probabilité d'une programmation nerveuse simple, la complexité d'action terminale étant dûe au déroulement des sous-programmes inscrits dans l'organisation musculo-squelettique elle-même.

2. — DYNAMIQUE ET CINÉMATIQUE

Au niveau vertébral l'analyse fonctionnelle révèle l'existence de deux types de mouvements : deux mouvements réels, intervenant dans la mobilisation (flexion sagittale et flexion latérale) et deux mouvements virtuels, intervenant principalement dans l'immobilisation (torsion et déboîtement-compression). Cette distinction correspond exactement à deux aspects de l'organisation musculaire : un aspect cinétique et un aspect statique. En effet, pour qu'un Serpent (édifice effondré) puisse exercer des forces sur le milieu il lui faut d'abord créer sa propre rigidité (précontrainte) par stabilisation des articulations. Par ailleurs les muscles peuvent jouer deux rôles distincts, créer d'une part un mouvement, d'autre part empêcher le mouvement. Chaque vecteur force se décompose en composantes de rotation et de stabilisation dont l'importance relative dépend de l'angle que forme la direction de la force avec l'axe mécanique de la pièce squelettique mobilisée. La disposition des muscles en double couche et leur orientation presque longitudinale répondent précisément aux exigences de la locomotion apode. Les muscles courts remplissent une fonction essentiellement statique, et les muscles longs une fonction cinétique, tout en ayant aussi une forte composante stabilisatrice. Les autres traits de l'organisation musculaire découlent de ces premiers (disposition hélicoïdale, tendons intermédiaires, etc...). Cependant, la nature de poutre articulée de l'axe vertical rend la distinction plus complexe. C'est ainsi que la composante longitudinale de muscles longs intervenant dans le cinétisme (flexion latérale d'une portion du corps) constitue également un élément stabilisateur important pour les articulations successives de la portion alors sollicitée.

En outre, certains muscles courts, l'élévateur de la côte en particulier, constituent les éléments cinétiques de base du système démultiplicateur formé par chaque motif musculo-squelettique. Enfin, ce n'est pas seulement la longueur des faisceaux élémentaires de ce motif qui importe, mais aussi la proportion entre substance contractile et substance incontractile. Chez les Serpent hyper-arboricoles (Serpents-lianes), cette dernière domine de beaucoup, alors que l'inverse se rencontre chez les terrestres, quelle que soit le cadre systématique (ex = *Oxybelis* et *Grayia*, tous deux Colubridés). Il est vrai, toutefois, que les Colubridés se signalent par la fréquence des formes à portions tendineuses dominantes, ce qui suppose une plus grande liberté vis-à-vis du squelette tout au long du motif, sinon le mouvement serait saccadé. Au contraire, dans les formes à portions charnues bien développées, une attache osseuse intermédiaire n'interrompt pas le mouvement, mais constitue un simple relais. La division en plusieurs types (A, B, C) selon le degré de liberté du motif musculo-squelettique, n'a donc à nos yeux qu'une valeur fonctionnelle, et ne peut servir à des fins taxinomiques.

La différence entre les types structuraux (morpho-fonctionnels) réside principalement dans ces variations du dispositif satisfaisant à la double exigence cinétique et statique. C'est ainsi qu'on peut tenter de classer les formes les plus différenciées en un certain nombre de catégories séparées par la prédominance d'un système dynamique et que nous allons envisager successivement.

Source : MNHN, Paris

Système statique prédominant, caractérisé par : l'importance des composantes de stabilisation, la longueur des faisceaux musculaires, l'existence de chaînes musculo-tendineuses, ou la réduction des bras de leviers verticaux et le groupement des muscles axiaux près de la fibre neutre.

Les Serpents appartenant à cette catégorie peuvent à nouveau faire l'objet d'une distinction d'après le mode cinétique.

a) Cinétique de type costo-cutané (mouvements alternatifs du tégument), chez les Serpents foreurs. Le condyle vertébral est très large (résistance à la compression), la musculature costale et costo-cutanée est importante (muscles supplémentaires) le tégument est renforcé et le rostre perforant.

b) Cinétique de type vertébro-costal chez les Serpents hyperarboricoles. La longueur ondulante est très augmentée, souvent par allongement des vertèbres elles-mêmes, la musculature costale et costo-cutanée est allégée, la surface tégumentaire réduit le frottement de glissement tout en augmentant le frottement statique dans le sens vertical (rails latéraux).

Système cinétique prédominant, caractérisé par : la longueur relative des bras de leviers osseux (apophyses vertébrales ou côtes), le développement en épaisseur des couches profondes.

Comme dans la catégorie précédente, celle-ci se subdivise d'après le mode de statique.

a) Statique par l'importance des couches musculaires profondes et leur insertion sur des dispositifs tendineux puissants, et par l'épaisseur des gaines tégumentaires chez les Serpents constricteurs. Il s'opère une multiplication du nombre des segments et un épaississement de la paroi des vertèbres qui permet une résistance à la flexion, un renforcement de la musculature pariétale (couches supplémentaires).

b) Hydrostatique chez les Serpents nageurs avec applatissement latéral de la portion terminal du corps chez les marins ou au contraire applatissement dorso-ventral de tout le corps chez les formes d'eau peu profondes.

c) Statique par la périphérie vertébrale chez les Serpents frappeurs. Les muscles longitudinaux s'insèrent sur de longs bras de levier situés de part et d'autre du centre de compression dans le plan sagittal.

Ce dernier groupe nous révèle qu'en réalité ces distinctions sont encore trop schématiques, car les conditions statiques sont non seulement indispensables au cinétisme, mais encore peuvent devenir la source d'un cinétisme particulier. C'est ainsi que l'éloignement de l'insertion des muscles stabilisateurs par des bras de levier tels que la neurépine et l'hypapophyse nous paraissent constituer le dispositif qui arme le mouvement de jet si rapide de la portion antérieure du corps chez les Vipéridés. De même on peut voir qu'à partir d'un type constricteur tel qu'il est défini plus haut (ex : Boïdés) on peut trouver une préadaptation à un mode de vie comparable à celui des forcurs, aveo toutefois des modalités distinctes puisque le cinétisme ondulant prédomine au départ (fouisseurs-ondulants), ex : Aniliidés. En effet, dans les deux cas il y a un grand nombre de segments courts et trapus, une musculature costale épaisse avec des couches supplémentaires et un tégument épais.

Une grande partie des Serpents montre un équilibre entre ces deux tendances, ce qui entraîne leur polyvalence (ex : Natricinés). Si les conditions statiques sont remplies par les mêmes dispositifs que les conditions cinétiques (ex : *Coluber, Elaphe*, et les hyperarboricoles), il y a théoriquement une économie de moyens, mais en même temps une perte de certaines possibilités, offertes en particulier par les dispositifs statiques périphériques (perte des hypapophyses), d'où l'absence de solutions locomotrices satisfaisantes dans certaines conditions (pas de déroulement latéral sur une surface lisse et plane). L'étude cinématographique du comportement des animaux devant des difficultés créées expérimentalement nous a permis de déceler de telles différences.

3. — SYSTÉMATIQUE

Des conclusions précédentes, il résulte qu'on ne peut en toute rigueur s'attacher à rechercher des formes intermédiaires entre des infra-ordre ou des familles (ex. : *Xenodon, Anilius, Xenopeltis*, etc...) à partir de caractères myologiques isolés. Il faut au contraire avoir une idée claire de l'organisation géné-

Source : MNHN, Paris

rale chez les Squamates, cadre dans lequel s'est constituée l'organisation morpho-fonctionnelle de type serpentiforme ; ensuite, après une analyse biomécanique permettant de dégager les rapports fonctionnels entre certains traits de la morphologie vertébrale et la disposition musculaire, esquisser des types morpho-fonctionnels. C'est alors qu'on peut sélectionner certains traits pour définir, par exemple, un pôle «Colubride ». La perspective est dans ce cas toute différente et on ne risque pas de parvenir à des conclusions évolutives inverses (prenant pour primitive une disposition spécialisée, ex. : fusion de l'épineux et du demi-épineux des Boïdés) ou bien de tomber dans le piège du parallélisme et de la convergence. C'est pourquoi nous n'acceptons pas les hypothèses avancées jusqu'à présent à partir de l'étude de la musculature axiale des Serpents. En particulier il ne paraît pas justifié de prendre comme critère de la « Colubridization » certains caractères simplement parce qu'ils sont présents chez les Colubridés, sans tenir compte de leur signification biomécanique. D'ailleurs la poursuite logique de cette façon de raisonner conduit, en ajoutant les observations que nous apportons ici, à des conclusions incohérentes (*Xenodon* pourrait être considéré plutôt comme hypercolubride que protovipéride, on pourrait voir des tendances colubrides chez *Chondropython*, etc...). Tout cet édifice spéculatif nous paraît reposer sur les erreurs de méthode dont nous faisons état dans notre introduction.

Nous pensons avoir jeté au contraire des bases plus solides pour une interprétation fonctionnelle de l'ensemble des formations anatomiques qui concourent à la réalisation de l'organisme « Serpent ». Les hypothèses que nous avançons sur le mécanisme intime de certains aspects de la locomotion apode pourront être vérifiées ou infirmées sur des animaux vivants par des techniques modernes : enregistrement cinéradiographique du mouvement du squelette et enregistrement du potentiel d'action des muscles au cours du mouvement, établissement de programmes de simulation.

Par ailleurs, nous pensons avoir fait justice du statut de formes marginales, voire monstrueuses qui a été pendant si longtemps celui des Serpents. La place qu'ils occupent, à la fois quantitativement et qualitativement (par leurs rapports avec les autres animaux), dans les faunes actuelles, révèle l'efficacité de ce type d'organisme, efficacité due en grande partie au degré de perfectionnement de leur système locomoteur.

LABORATOIRE D'ANATOMIE COMPARÉE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
55, rue de Buffon. 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Alexander (A. A.), Gans (C.), 1966. — The pattern of dermal-vertebral correlation in Snakes and Amphisbaenians. *Zool. Meded.*, Leiden, t. 4, nº 11, p. 171-190, 3 tab.

Anthony (J.), Guiae (J.), 1952. — Les affinités anatomiques de Bolyeria et Casarea (Boïdés). *Mem. Inst. Madagascar*, sér. A, t. 7, fasc. 2, p. 189-201.

Anthony (J.), 1955. — Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e sér., p. 7-53.

D'Arsonval, Chauveau, Gariel, Marey, Weiss, 1901. — Traité de Physique biologique. T. I, Mécanique. Actions moléculaires et Chaleur. Paris, Masson, 1150 p.

Auffenberg (W.), 1959. — The epaxial musculature of *Siren*, *Amphiuma* and *Necturus* (Amphibia). *Bull. Florida State Mus.*, Biol., sér. 4, p. 253-265.

Auffenberg (W.), 1962. — A review of the trunk Musculature of the limbless land Vertebrates. *Am. Zool.*, 2, p. 183-190.

Auffenberg (W.), 1963. — The fossil Snakes of Florida. Tulane Studies in Zool., 10, (3), 131-216.

Auffenberg (W.), 1966. — The vertebral Musculature of *Chersydrus* (Serpentes). *Quart. Journ. Florida*, Ac. Sc. 29 (2), p. 155-162.

Badoux (D. M.), 1968. — Some notes on the curvature of the Vertebral column in Vertebrates with special reference to Mammals. *Acta Morph. Neerlando-Scandinavica*, 7, 1, p. 29-40.

Bendard (F. E.), 1904. — Contributions to our knowledge of the circulatory system in the Ophidia. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, p. 331-370, 12 fig.

Bellairs (A. d'A.), 1950. — The limbs of Snakes. *Brit. J. Herpetology*, 4, p. 73-83.

Bellairs (A. d'A.), Underwood (G.), 1951. — The origin of Snakes. *Biol. Rev.*, 26, p. 193-237.

Bellairs (A. d'A.), 1960. — Reptiles. Life History, Evolution, and Structure. Harper, New-York, 192 p.

Bernard (Cl.), 1866. — Introduction à la médecine expérimentale. Paris.

Bogert (C. M.), 1947. — Rectilinear locomotion in Snakes. *COPEIA*, nº 4, p. 253.

Bogert (M.), 1968. — The variations and affinities of the Dwarf Boas of the genus *Ungaliophis*. *Am. Mus. Novitates*, nº 2340, 26, 8 fig.

Boker (H.), 1935-37. — Einführung in die vergleichende biologische Anatomie. (2 vol.) Jena.

Boulenger (G. A.), 1896. — Catalogue of the Snakes in the British Museum. London, I (1893), 448 p., II (1894), 382 p., III (1896), 727 p.

Bourgeois (M.), 1968. — Contribution à la morphologie comparée du crâne des Ophidiens de l'Afrique centrale, *Publications de l'université officielle du Congo à Lubumbashi*, 18, 293 p.

Brain (C. K.), 1960. — Observations on the locomotion of the South-West African adder, *Bitis peringueyi* (Boulenger), with speculations on the origin of side-winding. *Ann. Transv. Mus.*, 24, p. 19-24.

Brice (L. P.), Maldague (J. C.), 1968. — Béton, *in* Encyclopaedia Universalis, France, Paris.

Brock (G. T.), 1941. — The skull of *Aconitias meleagris*, with a study of the affinities between lizards and Snakes. *J. Linn. Soc.* (*Zool.*), 41, 71.

Brongersma (L. D.), 1938. — On the presence or absence of hypapophyses under the posterior precaudal vertebrae in some Snakes. *Zool. Meded. Leiden*, 20, p. 240-42.

Bruhat (G.), 1967. — *Cours de Physique générale. Mécanique*, Masson, Paris, 724 p.

Brunauer (E.), 1910. — Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter. *Arbeit. Zool. Inst. Wien*, 18, p. 133.

Source : MNHN, Paris

Buffa (P.), 1904. — Ricerche sulla muscolatura cutanea dei Serpenti e considerazioni sulla Locomozione di questi animali. *Atti. Accad. Scient. veneto-trentino — Istriana* (Padova), ser. 2, 1, fasc. 2, p. 145-228, I-IV.

Buffon (G. L.), 1839. — Histoire naturelle, avec des extraits de Daubenton, et la Classification de Cuvier. Furne et Cie, Paris, 6 vol.

Camp (Ch. L.), 1923. — Classification of the Lizards. Bull. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 48, p. 289-481.

Cligny (A.), 1899. — Vertèbres et cœurs lymphatiques des Ophidiens. *Bull. Sc. France et Belgique*, 32, 5e sér., I, p. 341-461, 15 fig., 9 pl.

Cope (E. D.), 1895. — The classification of the Ophidia. *Trans. Ameri. Phil. Soc.*, n. s. 28, art. 3, p. 186-219.

Cowles (R. B.), 1956. — Sidewinding locomotion in Snakes. *COPEIA*, 4, 211-214.

Daan (S.), Belterman (Th.), 1968. — Lateral bending in Locomotion of some lower Tetrapods, 1, II. *Konink. Nederl. Akad. van Wet.*, Amsterdam, ser. C, 71, 3, p. 245-266.

Dalton (E.), 1834. — Beschreikung der Muskel-systems einer *Python bivittatus*. *Archiv. f. Anat. Phys. Wiss. Med.*, J. Müller, Jahrg 1834, p. 346-364, 432-450, 528-543.

Darlington (P. R. Jr), 1948. — The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. *Quart. Rev. Biol.*, 23, 1-26, 105-123.

Davis (D.), 1946. — Observations on the Burrowing Behavior of the Hog-nosed Snake. *COPEIA*, 2, p. 75-78.

De Almeida (M. O.), Fialho (B. A.), 1924. — Sur les effets des ablations partielles et totales de la peau chez les Serpents. *C. R. Soc. Biol.*, 91, p. 880-882.

Ditmars (R. L.), 1962. — *Snakes of the World*. Pyramid publications, New York, 208 p.

Dombrowski (B.), 1930. — Ein Versuch der Klassification der Brust und Bauchmuskeln der Amnioten. *Anat. Anz.*, 70, 416-436.

Dombrowski (B.), 1930. — Zur Phylotectonik der respiratorischen Muskulatur der Reptilien und Saügetiere. *Zeits. Anat. Entwickl.*, 93, 353-369.

Dowling (H. G.), 1959. — Classification of the Serpentes : a critical review. *COPEIA*, n° 1, p. 38-52.

Dowling (H. G.), Savage (J. M.), 1960. — A guide to the Snake Hemipenis : a Survey of Basic Structure and Systematic Characteristics. *Zoologica*, vol. 45, 1, p. 17-27, 6 fig., 3 pl.

Du Bois-Reymond (R.), 1898. — Zur Naturgeschichte der Seschlange. *Naturw. Rundschau.*, 13, p. 486.

Du Bois-Reymond (R.), 1914. — Physiologie der Bewegung, in Winterstein (H.), Handbuch der Vergleichenden Physiologie, 5, 1, p. 1-248.

Dunn (E. R.), Then (J. A.), 1944. — The Skeletal anatomy of *Liotyphlops albirostris*. *J. Morph.*, 74, p. 287-290.

Engels (F.), 1952. — Dialectique de la Nature (Fragments écrits entre 1873 et 1883). Éditions Sociales, Paris, 364 p.

Essex (R.), 1927. — Studies in reptilian degeneration. *Proc. Zool. Soc. London*, 2, 879-945.

Evans (H. E.), 1955. — The osteology of the worm Snake, *Typhlops jamaicensis* (Shaw). *Anat. Rec.*, 122, p. 381-96, 10 fig.

Evans (F. G.) et coll., 1966. — Studies on the Anatomy and Function of Bone and Joints. Springer-Verlag., Berlin-Heidelberg, New-York, 155 p.

Fox (W.), Dessauer (H. C.), 1962. — The single right oviduct and other urogenital structures of female *Typhlops* and *Leptotyphlops*. *COPEIA*, p. 590-597, 11 fig.

Frechkop (S.), 1955. — Super Ordre des Ongulés (*Ungulata* Linné 1766), *in* Grasse (P. P.). Traité de Zoologie. *Masson*, Paris, 17, 2, p. 484-693.

Furbringer (M.), 1870. — Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Saurien. Vergleichend-Anatomische Abhandlung, W. Engelmann, Berlin-Leipzig, 135 p., 23 pl.

Gadow (H.), 1901. — Amphibia and Reptiles. Mac Millan et Co ed., London, 668 p.

Gans (C.), 1952. — The functional morphology of the egg-eating adaptations in the Snakes genus *Dasypeltis*. *Zoologica*, 37, (4), p. 209-244.

Gans (C.), Oshima (M.), 1952. — Adaptations for egg-eating in the Snake *Elaphe climacophora* (Roie). *Am. Mus. Novit.*, 1571, p. 1-16.

3 564 017 6

Source : MNHN, Paris

GANS (C.), 1960. — Studies on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). I — A taxonomic revision of the Trogonophinae and a functional interpretation of the Amphisbaenid adaptive pattern. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 119, 3, p. 129-204.

GANS (C.), 1961. — The feeding mechanism of Snakes and its possible evolution. *Am. Zool.*, 1, 2, p. 217-227.

GANS (C.), 1962. — Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.*, 2, n° 2, p. 167-182.

GANS (C.), TAUB (A. M.), 1965. — Segmental correlation between integument and vertebral column in Typhlopids (Reptilia, Squamata). *COPEIA*, 107-108, 1 fig.

GANS (C.), BOCK (W. J.), 1965. — The functional significance of muscle architecture. A theorical analysis. *Rev. Anat. Embryol. Cell. Biol.*, New York, 115-142.

GANS (C.), 1968. — Relative success of divergent pathways in Amphisbaenian specialization. *Am. Nat.*, 102, 926, p. 345-362.

GASC (J.-P.), 1966. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes (suite) B, *Python sebae*. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 38, 2, p. 99-110.

GASC (J.-P.), 1967 a. — Squelette Hyobranchial, *in* GRASSE (P. P.), *Traité de Zool.*, Masson, Paris, vol. 16, p. 550-583, 46 fig.

GASC (J.-P.), 1967 b. — Un cas particulier de l'adaptation à la vie souterraine : le Lézard serpentiforme *Dibamus*, Duméril et Bibron. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 265, p. 41-43, 1 fig.

GASC (J.-P.), 1967 c. — Introduction à l'étude de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, 48, 2, p. 69-124, 46 fig., pl. I-IV.

GASC (J.-P.), 1967 d. — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. Coll. intern. « Évolution des Vertébrés », 1966, C.N.R.S., Paris, p. 360-380, 16 fig.

GASC (J.-P.), 1968. — Contribution à l'ostéologie et à la myologie de *Dibamus novaguineae* (Sauria, Reptilia). Discussion systématique. *Ann. Sc. Nat., Zool.* 10, 2, p. 127-150, 17 fig.

GASC (J.-P.), 1970 a. — Les différents types d'innervation du muscle ilio-costal du tronc chez les Serpents. *Bull. Ass. Anat.*, 54e Congrès (Sofia), n° 145, p. 168-175, 10 fig.

GASC (J.-P.), 1970 b. — Réflexions sur le concept de « Régression » des organes. *Revue des Questions scientifiques*, Louvain, 141, 2, p. 175-195.

GASC (J.-P.), 1971. — Les variations columnaires de quelques dimensions vertébrales dans la région présacrée des Sauriens. Application à la reconstitution de *Lacerta goliath Mertens*, un Lacertidé géant subfossile de Ténériffe (Iles Canaries). *Ann. Paléontol.*, 57, 1, p. 133-155.

GASC (J.-P.), LESSERTISSEUR (J.), 1964. — La Céphalisation et le problème de l'intégration organique, *Cahiers d'Études biologiques*, Lyon, n° 13, 14, 15, p. 115-152, 12 fig.

GASPARD (M.), 1968. — Éléments de myologie lonetionnelle, *in* : GRASSE (P. P.), *Traité de Zoologie*, Masson, Paris, T. 16, 2, p. 75-228.

GEGENBAUR (C.), 1896. — Zur Systematik der Rückenmuskeln. *Morph. Jahrb.*, B, 24, p. 205-208.

GOVAERTS (A.), 1962. — La Biomécanique. Nouvelle méthode d'analyse du mouvement. Bruxelles, Presses Univ., 160 p.

GRAY (J.), 1946. — The mecanism of locomotion in Snakes. *J. Exp. Biol.*, 23, p. 101.

GRAY (J.), LISSMANN (H. W.), 1950. — The Kinetics of locomotion of the grass-snake. *J. Exp. Biol.*, vol. 26, p. 354-367.

GRAY (J.), 1953-54. — How animals move. Cambridge, traduct. française : Comment se meuvent les animaux. Dunod, Paris, 133 p.

HAAS (G.), 1955. — The systematic position of *Lozocemus bicolor* Cope (Ophidia). *Amer. Mus. Novitates*, n° 1748, p. 1-8.

HAAS (G.), 1962. — Remarques concernant les relations phylogénétiques des diverses familles d'Ophidiens fondées sur la différenciation de la musculature mandibulaire. *In* Problèmes actuels de Paléontologie. *Coll. Int.*, 1961, C.N.R.S., Paris, p. 215-241, 14 fig.

HECHT (M. K.), WALTERS (V.), RAMM (G.), 1955. — Observations on the natural History of the Bahaman pigmy Boa, *Tropidophis pardalis*, with note on autohemorrhage. *COPEIA*, 3, p. 249-251.

HEUSINGER (C. F.), 1828. — Untersuchungen über die Extremitäten der Ophidier, siebst Bemerkungen über die Extremitaten entwickelung im Allgemeinen. *Zeitschr. für die Organ Phys.*, 3, 81-523.

HOFFSTETTER (R.), 1946. — Les Typhlopidae fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2), 18, p. 309-315.

Source : MNHN, Paris

HOFFSTETTER (R.), 1955. — Squamates de type moderne. *In* PIVETEAU (J.), *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, vol. 5, p. 606-662.

HOFFSTETTER (R.), 1959. — Un Serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Bull. Soc. Géol.*, France (7), vol. 1, nº 9, p. 897-902, 2 fig.

HOFFSTETTER (R.), 1960. — Sur la classification des Boïdés de Madagascar et des Mascareignes. *Bull. Mus.*, 2e sér., vol. 32, nº 2, p. 131-138.

HOFFSTETTER (R.), 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la Systématique des Squamates *In* : Problèmes actuels de Paléontologie, *Colloque Évolution des Vertébrés*, Paris 1961. Édition du C.N.R.S., Paris, p. 243-279.

HOFFSTETTER (R.), GAYRARD (Y.), 1964. — Observations sur l'ostéologie et la classification des Aeroehordidae (Serpentes). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 36, 5, 677-696.

HOFFSTETTER (R.), 1967. — Remarques sur les dates d'implantation des différents groupes de Serpents terrestres en Amérique du Sud. *C. R. sommaire des Séances de la Soc. Géol. de France*, 3, p. 93-94.

HOFFSTETTER (R.), 1968. — « A contribution to the Classification of Snakes » Review and Comments. *COPEIA*, 1, p. 201-213.

HOFFSTETTER (R.), GASC (J.-P.), 1967. — Observations sur le squelette cervical et spécialement sur les hypapophyses des Sauriens Varanoïdes actuels et fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 39, 6, p. 1028-1043, 3 fig.

HOFFSTETTER (R.), GASC (J.-P.), 1969. — Vertebrae and Ribs *In* : Gans, Williams, Parsons Biology of the Reptilia, *Academic Press*, London, New-York, 1, A, p. 201-310, 82 fig.

HOLMAN (J. A.), 1966. — Neural spine expansions of some Boid Snakes. *British J. of Herpet.*, p. 300-303.

HOME (E.), 1812. — Observations intended to show that the progressive motion of Snakes is partly performed by means of the ribs. *Philos. Trans. Roy. Soc.* London, 9, p. 163-168.

HOWES (G. B.), SWINNERTON (H. H.), 1901. — On the development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatum*. *Trans. Zool. Soc.*, 16, p. 1.

HUMPHRY (G. M.), 1872. — Notes on the muscles of the glass-snake (*Pseudopus pallasii*). *J. Anat. Physiol.*, vol. 6, p. 287-292.

HUTCHINSON ( ), 1879. — Locomotion of Snakes. *Nature*, 20, p. 528.

JOHNSON (R. G.), 1955 a. — The application of X rays to the study of small reptiles and amphibians. *COPEIA*, p. 259-261.

JOHNSON (R. G.), 1955 b. — The adaptive and phylogenetic significance of vertebral form in Snakes. *Evolution* vol. 9, nº 4, p. 267-288.

JONES (R.), 1847. — Locomotion. *In* ; TODD (R.) Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Longman, London, 5 vol.

KAISEN (P.), 1955. — Ueber die Fortbewengungsweise der Doppelschleichen. Beobachtungen an *Leposternon microcephalus* (Wagl.). *Zool. Anz.*, 154, p. 61-69.

KOCHVA (E. T.), 1962. — On the lateral jaw musculature of the Solenoglypha with remarks on some other Snakes. *J. Morph.*, 110, p. 227-84.

KOCHVA (E.), WOLLBERG (M.), 1970. — The salivary glands of Aparallactinae (Colubrinae) and the venom glands of Elaps (Elapidae) in relation to the taxonomic status of this genus, *Zool. J. of Linn. Soc.*, 49, 3, p. 217-224.

KRIEG (H), 1919. — Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus*, und *Lacerta serpa*. *Arch. Entwickl.*, 45, p. 571.

LARSELL (O.), 1926. — The cerebellum of Reptiles. *J. Comp. Neur.*, 41.

LESSERTISSEUR (J.), 1960. — L'aspect causal et l'aspect formel de la pensée évolutionniste. *Les Études philosophiques*, 3, p. 353-363.

LESSERTISSEUR (J.), SABAN (R.), 1967. — Squelette appendiculaire, *In* GRASSE (P. P.), *Traité de Zool.*, Masson, Paris, 16, 1, p. 709-1078.

LISSMANN (H. N.), 1950. — Rectilinear locomotion in a Snake (*Boa occidentalis*). *J. Exp. Biol.*, 26, p. 368-379.

LIST (J. C.), 1966. — Comparative osteology of the Snake families Typhlopidae and Leptotyphlopidae. Illinois Biological Monographs, 36, The University of Illinois Press, Urbane and London, 112 p., 22 pl.

Source : MNHN, Paris

Lüdicke (M.), 1962-1964. — 5 Ordnung der Klasse Reptilia, Serpentes *In* : Handbuch der Zoologie, 7, I, 5 et 6, 298 p., Berlin.

Mc Dowell (S. B.), 1961. — Review of Malnate 1960. *COPEIA*, p. 502-506.

Mc Dowell (S. B.) Jr, Bogert (C. M.), 1954. — The systematic position of *Lanthanotus* and the allmitics of the anguinomorphan lizards, *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 105 (1), p. 1-142.

Mahendra (Beni-Charan), 1938. — Some remarks on the Phylogeny of the *Ophidia*. *Anat. Anz.*, Bd 86, nº 19-21, p. 347-356.

Marey (E. J.), 1891. — La machine animale. Locomotion terrestre et aérienne. Paris, F. Alcan, 331 p.

Marey (E.), 1894. — Le mouvement. Paris,

Maurer (F.), 1896. — Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Eine vergleichend anatomische Untersuchung. *Festsch. f. Gegenbaur*, I, p. 183-256.

May (R. M.), 1945. — La formation du système nerveux. (Collection « l'Avenir de la Science 20) dirigée par J. Rostand, éd. Gallimard, Paris.

Mertens (R.), 1959. — La vie des Amphibiens et des Reptiles. Horizons de France, Paris, 207 p.

Młynarski (M.), 1961. — Serpents pliocènes et pleistocènes de la Pologne et revue critique des Colubridés fossiles. *Folia quaternaria*, Polska Akad., p. 1-45.

Młynarski (M.), Madej (Z.), 1961. — The rudimentary limbs in Anilüdae (Serpentes). *Brit. J. Herp.*, vol. 3, nº 1, 6 p.

Mosauer (W.), Wallis (K.), 1928. — Beiträge zur Kenntnis der Reptilien-fauna von Tunesien. 1. Ueber die Sandspuren einiger Kleintiere der Sahara und ihre Deutung aus dem Bewegungs-mechanismus. *Zool. Anz.*, 79, 195-207.

Mosauer (W.), 1931. — On the Locomotion of Snakes. *Science*, 76, p. 583-5 (extrait de sa thèse : the locomotion of Snakes and its anatomical basis Univ. Michigan 1932).

Mosauer (W.), 1932. — Adaptive convergence in the sand reptiles of the Sahara and of California. *COPEIA*, p. 72-78.

Mosauer (W.), 1932. — Ueber die Ortsbewegung der Schlangen. *Zool. Jahrb.*, 52, p. 191-215.

Mosauer (W.), 1935. — The Myology of the trunk region of Snakes and its significance for ophidian Taxonomy and Phylogeny. *Univ. Calif. Los Angeles, Pub. Biol. Sc.*, 1, nº 6, p. 81-120, 15 fig.

Nishi (S.), 1919. — Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln, *Morph. Jahr.*, 50, p. 168-318.

Nishi (S.), 1938. — Muskeln des Rumpfes *in* Bolk (L.), Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, vol. 5, p. 351-446.

Nopcsa (F.), 1923. — *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, zwei neue Neokomreptilien. *Palaeontographica*, 65, p. 95-154.

Nursall (J. R.), 1956. — The lateral musculature and the swimming of Fish. *Proc. Zool. Soc.* London, 126, p. 127.

Olson (E. C.), 1936. — The dorsal axial musculature of certain primitive Permian Tetrapods. *J. Morphol.*, 59, p. 265.

Peters (J. A.), 1969. — « Computer techniques in Systematics ». Discussion. *Systematic Biology* Proceedings of an International Conference. National Academy of Sciences, Washington, p. 610-613.

Pockrand (D.), 1937. — Beiträge zur Histologie der Schlangenhaut. *Zool. Jb. Anat.* Iena, 62, p. 275-322.

Pope (C. H.), 1962. — The six giants. Two boas and four Pythons are longest of all existing land animals. *Natural Hist.*, 71, nº 6, p. 21-27.

Raynaud (A.), 1968. — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques, chez l'embryon de Couleuvre tessellée (*Tropidonotus tessellatus* Laur). *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. 266, p. 1593-1995.

Raynaud (A.), Vasse (J.), 1968 a. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Arch. Anat. Micros. et Morph. exp.*, 57, 3, p. 227-254.

Raynaud (A.), Vasse (J.), 1968 b. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres chez les embryons de Reptiles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, vol. 266, p. 2157-2159.

Rochebrune (A. T. de), 1881. — Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens. *J. Anat. Physiol.* 17e An., p. 185-229.

Romer (A. S.), 1956. — Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press. 772 p.

Source : MNHN, Paris

Roos (P. J.), 1964. — Lateral bending in newt locomotion. *Koninkl. nederl. Akad. Wetensch Proc.*, sér. C, Amsterdam, 67, p. 223-232.

Rosenberg (H. I.), 1967. — Histology, Histochemistry, and Emptying Mechanism of the Venom glands of some Elapid Snakes. *J. Morph.*, 123, 2, p. 133-156, 2 fig. 4 pl.

Russell (E. S.), ????. — Form and Function. *John Murray*, London, 383 p.

Salle (O.), 1881. — Untersuchungen über die Lymphapophysen von Schlangen und Schlangenähnlichen Saurien. Dissertation, Göttingen, Leipzig.

Shelford (R.), 1906. — A note on « Flying » Snakes. Proc. Zool. Soc. London, I, p. 227.

Schmidt (K. P.), 1950. — Modes of Evolution discernible in the Taxonomy of Snakes. *Evolution*, 4, p. 79-86, 2 fig.

Severtsov (A. N.), 1931 a. — Studien ueber die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb, Abt. F. Anat.*, 5-3, p. 611-699.

Severtsov (A. N.), 1931 b. — Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Iena, G. Fischer, XVI.

Simpson (G. G.), 1944. — Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New-York, 237 p.

Sleiper (E. J.), 1946. — Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of Mammals. *Kon. Ned. Akad. Wet.*, DI, 42, nº 5, p. 1-128.

Smalian (C.), 1885. — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschrift *für Wiss. Zool.*, 42, p. 125-202.

Smith (M.), Bellairs (A. D'A.), 1947. — The head glands of Snakes with remarks on the evolution of the parotid gland and teeth of the Opisthoglypha. *J. Linn. Soc. Zool.*, 41, p. 351-368, 27 fig., 2 pl.

Smith (H. M.), 1964. — Revival of Bonaparte's suhfamily Heterodontinae of colubrid Snakes. *Herpetologica*, 19, p. 288-291.

Stefanelli (A.), 1941 a. — I centri vestibolari studiati comparativamente in Rettili dotati di differente motilita e modo di locomoziune. *Revid. R. Accad. Ital.*, Roma (7), 2, p. 1096-1102.

Stefanelli (A.), 1941 b. — Ricerche comparative in centri tegmentali dei Rettili in rapporto alla lozo locomozione. *Arch. Zool.*, Torino, 29, p. 159-199.

Stefanelli (A.), 1943 a. — Osservazioni comparative in nuclei cerebellari dei Rettili in relazione al differente modo di locomozione. *Monit. Zool. Ital.*, Firenze, 54, p. 65-72.

Stefanelli (A.), 1943 b. — I centri statici e della coordinaziune motoria dei rettili. *Acta Pont. Acad. Scient.*, 7, 1, p. 44-45 et 7, 2, p. 15-16.

Stefanelli (A.), 1946. — Distribuzioni quantitativa dei lusi neuromusculari negli ofidi. *Boll. Soc. ital. Biol. sper. Napoli*, 22, 7, p. 759-780.

Stefanelli (A.), 1968. — Anatomia comparata. Morfologia dei Vertebrati. Rome, Edizioni dell'Ateneo, 825 p.

Steuli (G.), 1910. — Ueber die Beschuppung der Reptilien. Jenaische Zeitschrift., 46, p. 737-800.

Steindler (A.), 1955. — Kinesiology of human body. Springfield (Ill.), Ch. C. Thomas éd., 708 p.

Stickel (N. H. et L. F.), 1946. — Sexual dimorphism in the Pelvic spurs of Engyrus. *COPEIA*, nº 1, p. 10-12.

Stokely (P. S.), 1947. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. *Amer. Midl. Nat.*, 38, p. 725-54.

Szarski (H.), 1968. — Le Concept de Progrès dans l'Évolution. *Scientia*, 103, p. 94-101.

Targ (S.), 1966. — Éléments de mécanique rationnelle. Éditions Mir, Moscou, 479 p.

Tatarinov (L. P.), 1963. — Première découverte en URSS d'anciens Serpents marins. First discover in USSR of ancient sea Snakes. *Paleontol. Zhurn.*, 2, 109-115, (en russe), 5 fig.

Ten Cate (J.), 1936. — La coordination des mouvements locomoteurs après la sectinn transversale de la moelle épinière chez les Couleuvres. *Arch. Neerl. Physiol.*, Amsterdam, 21, p. 195-201.

Terentev (P. V.), 1961. — Herpetologie. Moscou, 335 p.

Thireau (M.), 1967 a. — Contribution à l'étude de la morphologie caudale, de l'anatomie vertébrale et costale des genres *Atheris*, *Atractaspis* et *Causus*. (Viperidés de l'Ouest africain). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 2e sér., 39, 3, p. 454-470, 21 fig.

Thireau (M.), 1967. — Analyse descriptive et biométrique de la colonne vertébrale du serpent marin *Enhydrina schistosa* Daudin (Hydrophiinés). Caractères vertébraux des Hydrophiidés. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2), 39, 6, p. 1044-1056, 7 fig.

Source : MNHN, Paris

Tiegs (O. W.), 1932. — The innervation of the striated musculature in Python. *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 9, p. 194-204.

Tihen (J. A.), 1945. — Notes on the osteology of Typhlopid snakes. *COPEIA*, p. 204-210.

Tyson (E.), 1683. — Vipera candi-sona Americana, on the Anatomy of a Rattlesnake, Dissected at the Prepository of the Royal Society in January 1682. *Philos. Trans. London*, 13, nº 144, p. 25-58, 12 fig.

Underwood (G.), 1957 a. — On lizards of the family *Pygopodidae*. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, 100, 2, p. 207-268.

Underwood (G.), 1957 b. — Lanthanotus and the Anguimorphan lizards : A critical review. *COPEIA*, nº 1, p. 20-30.

Underwood (G.), 1967. — A contribution to the classification of Snakes. *British Museum pub.*, 179, p., 14 fig.

Vallois (H. V.), 1922. — Les transformations de la musculature de l'épisome chez les Vertébrés. *Arch. Morph. Gén. Exp.*, 13, p. 1-535.

Vellard (J. A.), 1928. — Importance des caractères fournis par l'hémipénis pour la classification des Ophidiens. *Bull. Soc. Zool. France*, 53, 6, 406-418, 17 fig.

Walls (G.), 1940. — Ophtalmogical implications for the early history of Snakes. *COPEIA*, p. 1-8.

Weaver (W. G. Jr), 1965. — The cranial anatomy of the Hog-nosed Snakes (*Heterodon*). *Bull. Florida State Mus., Biol. Sc.*, 9, 7, p. 276-304.

Werner (F.), 1913. — Die Lurche und Kriechtiere 2, Schuppenkriechtiere *In* Brehm (A.) Tierleben, Leipzig, Wien, 598 p.

Wiedemann (E.), 1932. — Zur Ortsbewegung der Schlangen und Schleichen. *Zool. Jb. (Abt. Zool.)*, 50, p. 557-96.

Willemse (J. J.), 1959. — The way in wich flexures of the body are caused by muscular contractions. *Proc. Koninkl. Nederl. Akademie*, ser. C, 62, nº 5, p. 589-593.

Winterstein (H.), 1914. — Handbuch der vergleichenden Physiologie. Iena.

Winfrebert (P.), 1962. — Le vivant créateur de son Évolution. Masson, Paris, 416 p.

Zangerl (R.), 1945. — Contributions to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *Amer. Midl. Nat.*, 33, p. 764-780.

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE
3 564 017 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

574

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, Paris (16e) ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale,* depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, Paris (5e).

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, Paris (5e) ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, Paris (5e) ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris